BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie
8

N° 8 MAI-JUIN 1971

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75-Paris, 5e

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75-Paris, 5e (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75-Paris, 5e (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 61, rue de Buffon, 75-Paris, 5e.

En 1971, deux sections sont représentées :

Zoologie (prix de l'abonnement : France, 96 F ; Étranger, 110 F).

Sciences de la Terre (prix de l'abonnement : France, 24 F ; Étranger, 27 F).

En 1972, paraîtront également les sections suivantes : Botanique, Sciences de l'Homme, Sciences physico-chimiques.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 8, mai-juin 1971, Zoologie 8

Taxonomie et systématique des Phoronidiens [1]

par Christian-Charles Emig *

Résumé. — Les caractères taxonomiques des Phoronidiens ont été étudiés et classés en fonction de leur importance. Les néphridies apparaissent par leur morphologie comme le meilleur caractère taxonomique. Le phylum Phoronida, comprenant deux genres, *Phoronis* et *Phoronopsis*, peut être divisé en cinq catégories : 1. *Phoronis ovalis* ; 2. *Phoronis hippocrepia*, *Ph. ijimai*, *Ph. australis* ; 3. *Phoronis psammophila*, *Ph. muelleri* ; 4. *Phoronis pallida* ; 5. Genre *Phoronopsis* (*albomaculata*, *harmeri*, *californica*). Les caractères propres à chaque catégorie sont discutés. Une clé de détermination est donnée pour les Phoronidiens.

Abstract. — The taxonomic features, especially nephridia, of phoronid species are described. The phylum Phoronida (two genera *Phoronis* and *Phoronopsis*) may be divided into five major categories : 1. *Phoronis ovalis* ; 2. *Phoronis hippocrepia*, *Ph. ijimai*, *Ph. australis* ; 3. *Phoronis psammophila*, *Ph. muelleri* ; 4. *Phoronis pallida* ; 5. Genus *Phoronopsis* (*albomaculata*, *harmeri*, *californica*). The characteristics of each category are discussed.

SOMMAIRE

1. Ce travail constitue la première partie d'une thèse de Doctorat d'État ès Sciences ; la deuxième partie traitera de la régénération chez les Phoronidiens.

* *Station marine d'Endoume et Centre d'Océanographie, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille, 7e.*

INTRODUCTION

Wright découvrit en 1856 les deux premières espèces, pour lesquelles il proposa le nom de *Phoronis*, l'un des innombrables surnoms de la déesse égyptienne Isis. La larve *Actinotrocha*, décrite en 1846 par Müller, fut considérée comme une forme adulte jusqu'en 1867, date à laquelle Kowalevsky observa la métamorphose de cette larve en une *Phoronis*. Gilchrist, en 1907, créa un deuxième genre, *Phoronopsis*, caractérisé par une invagination de l'épiderme à la base du lophophore, au niveau du nerf circulaire.

La classe des Phoronida compte de nombreuses espèces, dont beaucoup peuvent actuellement être mises en synonymie. Les causes sont imputables d'une part à des descriptions sommaires, généralement fondées sur la morphologie externe et insuffisantes pour caractériser ces espèces, d'autre part aux variations des caractères taxonomiques et à l'ignorance des travaux des prédécesseurs. Les premiers travaux taxonomiques ont été faits par Cori et Benham au cours des années 1889 et 1890. Mais ce n'est qu'en 1907 que parut le premier mémoire important consacré aux *Phoronis* par Selys-Longchamps. Cette étude d'anatomie comparative a mis l'accent sur l'importance de certains caractères taxonomiques, mais elle n'a pas empêché ultérieurement la publication de descriptions incomplètes et succinctes. Il faudra ensuite attendre le travail de Cori, en 1939, pour que soit dressé un inventaire des espèces de Phoronidiens, seule référence systématique jusqu'à nos jours. Malheureusement, ce travail ne tient guère compte des variations des caractères taxonomiques, qui n'ont été qu'énumérés et non analysés. Silen (1952) et Marsden (1959) ont mis l'accent sur certaines synonymies, opérant un rapprochement des espèces, tandis que Zimmer (1964) a classé les Phoronidiens en fonction de leurs gonades et glandes sexuelles annexes.

Il s'est donc avéré nécessaire, sinon indispensable, d'entreprendre une étude sur la systématique des Phoronida, d'autant plus que le développement des recherches bionomiques et l'amélioration des moyens de prélèvement a permis de démontrer leur importance biocœnotique et leur présence dans de très nombreux biotopes. Ignorées ou méconnues, les différentes espèces de Phoronidiens ne peuvent plus être considérées comme une classe mineure, car, dans certaines localités, leur densité peut être telle qu'elles constituent de véritables faciès. Il est vrai que leur récolte n'est guère favorisée par les moyens traditionnels, mais, au contraire, demande des engins pouvant prélever le sédiment jusqu'à 30 ou 50 cm de profondeur.

Le but de ce travail est l'étude des caractères taxonomiques des Phoronidiens, caractères actuellement connus et utilisés et de préciser leurs variations. En outre, nous souhaitons attirer l'attention sur cette classe, présente dans bien des biotopes, et faciliter la détermination des diverses espèces. Nous tenons à faire remarquer que de nombreuses espèces ne nous sont connues que par des descriptions, qui nous ont permis de conclure à leur synonymie avec une autre espèce. En conséquence, la liste des espèces de Phoronidiens, figurant à la fin de ce travail, est celle qui nous paraît actuellement la plus exacte, tout en sachant pertinemment que des recherches ultérieures peuvent modifier leur place dans cet essai de systématique ou démontrer que telle synonymie est erronée.

A. GÉNÉRALITÉS

I. Relations phylogénétiques

Les Phoronidiens furent d'abord classés avec les Annélides ; puis Claus (1872) créa le groupe des « Géphyriens tubicoles », Lankester (1883) celui des Polyzoa vermiformis, Roule (1893) celui des Tentaculifères hématobranchiés, Mastermann (1896) celui des Diplochorda, Delage et Hérouard (1897) celui des Axobranches vermiformes. Parmi toutes les classifications proposées, nous en avons relevé trois qui se rapprochent de celle actuellement admise. Caldwell (1882) mentionne le premier la similitude de structure entre Phoronidiens, Bryozoaires et Brachiopodes. Hatschek (1888) réunit ces trois groupes sous le nom de Tentaculata. Schneider (1902) utilise le terme de Lophophora pour Phoronidiens et Bryozoaires.

Phoronidiens, Bryozoaires et Brachiopodes sont classés par Cori (1937) dans les Tentaculata, sous-embranchement des Oligomera ; leur position est intermédiaire entre les deux super-phylums : Prostomes et Deutérostomes ; cette classification a été reprise en 1963 par Hadzi. Hyman (1959), rappelant cette position, les nomme des « Lophophorates cœlomates », tandis que Grassé (1959) considère l'embranchement des Lophophoriens (Phoronidiens, Bryozoaires ectoproctes et endoproctes, Brachiopodes) comme des cœlomates prostomiens.

Zimmer (1964) définit la position phylogénétique des Phoronidiens par l'étude de leur développement larvaire et de leur embryologie. Comparant les caractères des Phoronidiens à ceux des Prostomes et des Deutérostomes, cet auteur conclut qu'ils doivent être considérés, contrairement aux conclusions des auteurs précédents, comme des Deutérostomes primitifs. Les Phoronidiens partagent cette position avec les Bryozoaires ectoproctes et les Brachiopodes, mais ils possèdent une certaine analogie avec les Hémichordés Ptérobranches, analogie déjà signalée par Delage et Hérouard (1897).

Nous adopterons cette dernière classification :

Cœlomates Deutérostomes
- Embranchement des Lophophoriens
  - Classe des Phoronidiens
  - Classe des Bryozoaires ectoproctes
  - Classe des Brachiopodes

II. Genres et espèces de Phoronidiens

La classe des Phoronida comprend deux genres : *Phoronis* Wright, 1856, et *Phoronopsis* Gilchrist, 1907. Ce dernier se distingue par une invagination de l'épiderme sous le lophophore au niveau du nerf circulaire. Ces deux genres contiennent 22 espèces, dont nous avons dressé la liste avec mention de l'année, de l'auteur et de la localité-type.

1856	*Phoronis ovalis* Wright	Inchkeith (Grande-Bretagne)
	Phoronis hippocrepia Wright	Ilfracombe (Grande-Bretagne)
1858	*Phoronis gracilis* Van Beneden	Ostende (Belgique)
1883	*Phoronis australis* Haswell	Port-Jackson (Australie)
1888	*Phoronis buskii* Mc Intosh	Philippines
1889	*Phoronis kowalevskii* Benham	Port de Naples (Italie)
	Phoronis caespitosa Cori	Port de Naples (Italie)
	Phoronis psammophila Cori	Messine (Italie)
	Phoronis sabatieri Roule	Étang de Thau (France)
1890	*Phoronis architecta* Andrews	Beaufort, N.C. (USA)
1897	*Phoronis ijimai* Oka	Misaki (Japon)
1901	*Phoronis pacifica* Torrey	Puget Sound (USA)
1903	*Phoronis muelleri* Selys-Longchamps	Helgoland (Allemagne)
1907	*Phoronis euxinicola* Selys-Longchamps	Sébastopol (URSS)
	Phoronis capensis Gilchrist	False Bay (Afrique du Sud)
	Phoronopsis albomaculata Gilchrist	False Bay (Afrique du Sud)
1912	*Phoronis vancouverensis* Pixell	Departure Bay, Vancouver (Canada)
	Phoronopsis harmeri Pixell	Departure Bay, Vancouver (Canada)
1930	*Phoronopsis viridis* Hilton	Moro Bay, Californie (USA)
	Phoronopsis striata Hilton	Moro Bay, Californie (USA)
	Phoronopsis californica Hilton	Balboa Bay, Californie (USA)
1952	*Phoronis pallida* Silen	Gullmar Fiord (Suède)
1967	*Phoronis bhadurii* Ganguly et Majumdar	Digha, Bengal (Inde)

Des descriptions incomplètes et des interprétations erronées des caractères taxonomiques ont conduit à ce grand nombre d'espèces, et, le plus souvent, une étude plus approfondie de certaines espèces a permis de conclure à des synonymies :

Ph. gracilis, décrite sommairement par Van Beneden (1858), a été retrouvée par Selys-Longchamps à Helgoland en 1903. Mais la description de cette espèce ne permet pas de la distinguer de *Ph. hippocrepia*, d'autant que Selys-Longchamps signale en 1907 n'avoir examiné que des individus jeunes. Silen (1952) conclut d'ailleurs en mettant en synonymie *Ph. gracilis* avec *Ph. hippocrepia*, ce que Wright a déjà supposé en 1859.

Ph. kowalevskii a été découverte par Kowalevsky (1867), décrite par Caldwell (1882) et nommée par Benham (1889). Cori (1889) a retrouvé cette espèce et l'a nommée *Ph. caespitosa*, nom qu'il retira l'année suivante en faveur de *Ph. kowalevskii.* Dans sa monographie, Selys-Longchamps (1907) démontre que cette espèce n'est qu'une variété de *Ph. hippocrepia.*

Ph. sabatieri, décrite par Roule (1889) fut découverte la même année que *Ph. psammophila.* Cet auteur fait d'ailleurs suivre le nom de cette espèce, en 1900, par (? *Phoronis psammophila* Cori), tandis que Selys-Longchamps (1907) traite les deux espèces simultanément. La synonymie de ces deux espèces a été établie par Emig (1968*b*).

Ph. architecta, proche de *Ph. psammophila*, a été mise en synonymie avec la deuxième espèce par Emig (1969*a*) ; il faut néanmoins prendre en considération que la reproduction et les larves pourraient être différentes chez ces deux espèces (Brooks et Cowles, 1905 ; Zimmer, 1964).

Ph. capensis apparaît, d'après la description incomplète de Gilchrist (1907), comme synonyme de *Ph. hippocrepia* ; cet auteur conclut d'ailleurs : « *Ph. capensis*, closely related to *Ph. hippocrepia.* »

Ph. vancouverensis se distingue, d'après Pixell (1912), de *Ph. hippocrepia* par plu-

sieurs caractères, dont le seul qui nous semble à retenir est son grand nombre de muscles longitudinaux ; d'ailleurs, ZIMMER (1964) sépare ces deux espèces en fonction de ce critère. MARSDEN (1959) les réunit dans un complexe de *Ph. hippocrepia*. En réalité, *Ph. vancouverensis* est synonyme de *Ph. ijimai* (EMIG, 1971).

Phoronis bhadurii a été décrite trop sommairement pour définir une nouvelle espèce ; bien qu'elle se rapproche de *Ph. buskii*, il pourrait également s'agir d'une nouvelle espèce du genre *Phoronopsis*.

Ph. euxinicola reste un nomen nudum ; découverte par SELYS-LONGCHAMPS (1907), elle n'a été ni retrouvée, ni décrite.

Ph. pacifica a été décrite avant la création du genre *Phoronopsis* ; possédant des caractères proches de ceux de *Php. harmeri*, elle est probablement synonyme de cette deuxième espèce. Cette synonymie est d'ailleurs proposée par plusieurs auteurs, notamment MAMKAEV (1962), qui la nomme *Phoronopsis pacifica*.

La synonymie de *Php. viridis* avec *Php. harmeri* a été établie en 1959 par MARSDEN.

Php. striata a été décrite très sommairement et nous ne pouvons qu'émettre l'hypothèse de sa synonymie avec *Php. harmeri*.

En conclusion, la classe des Phoronidiens comprendrait actuellement les espèces énumérées dans le tableau ci-après :

LISTE DES ESPÈCES DE LA CLASSE DES PHORONIDIENS

Genre *Phoronis*	*Phoronis ovalis*	
	Phoronis hippocrepia	*Ph. gracilis* *Ph. kowalevskii* *Ph. caespitosa* *Ph. capensis*
	Phoronis ijimai	*Ph. vancouverensis*
	Phoronis australis	
	Ph. buskii (? synonyme de *Ph. australis*)	
	Phoronis bhadurii (?)	
	Phoronis psammophila	*Ph. sabatieri* *Ph. architecta* (?)
	Phoronis muelleri	
	Phoronis pallida	
Genre *Phoronopsis*	*Phoronopsis albomaculata*	
	Phoronopsis harmeri	*Php. viridis* *Php. striata* *Ph. (Php.) pacifica*
	Phoronopsis californica	

Remarque : Dans un inventaire de la faune de Helgoland, DALLA TORRE (1890) mentionne *Phoronis norvegica* Müller ; il s'agit d'une erreur, car J. MÜLLER n'a jamais découvert de *Phoronis* adulte (SELYS-LONGCHAMPS, 1907).

III. Répartition géographique des Phoronidiens

Avant d'aborder la répartition mondiale des Phoronidiens, nous devons signaler de nouvelles localités, découvertes récemment pour quatre espèces.

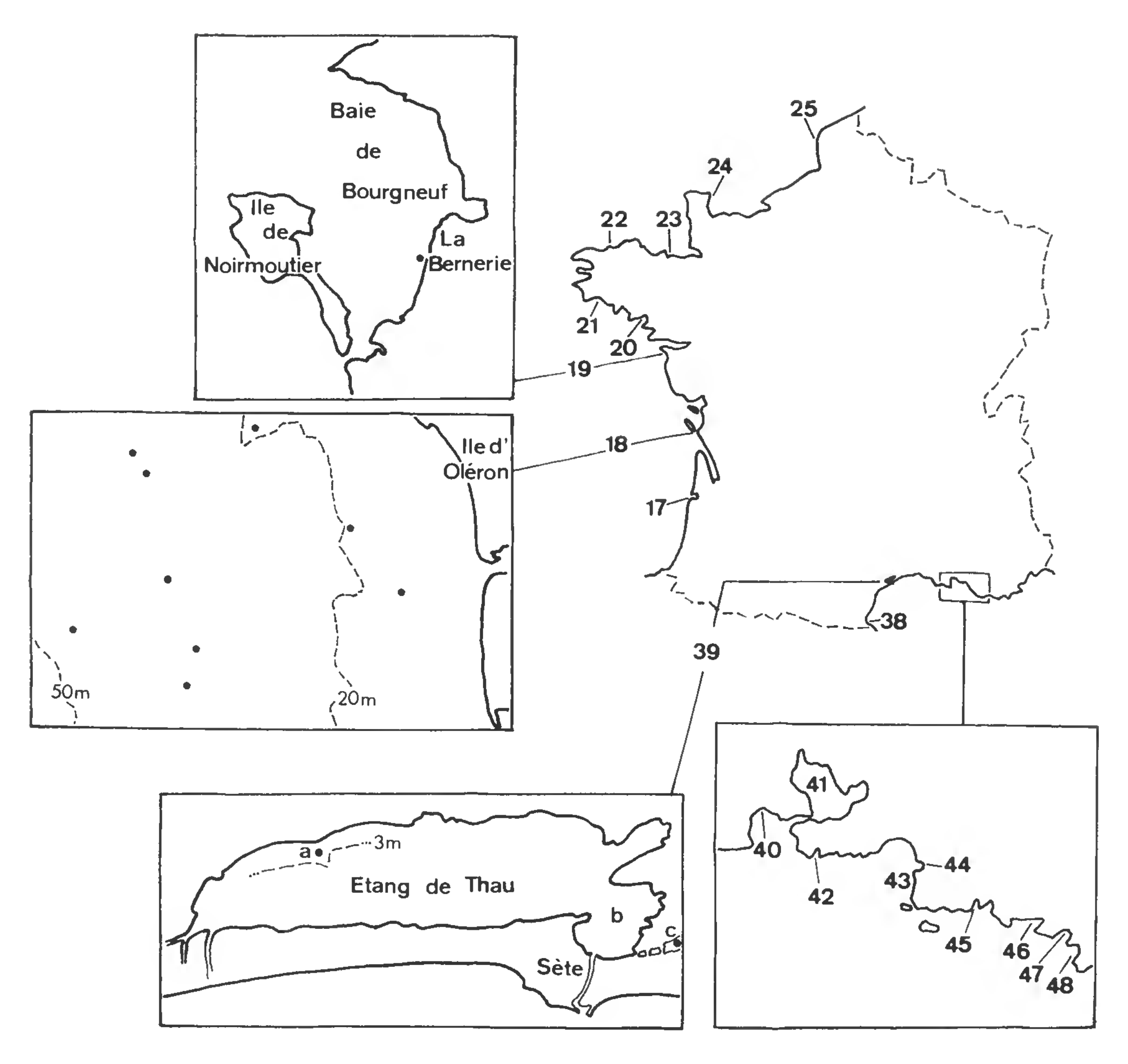


Fig. 1. — Localisation des Phoronidiens sur les côtes françaises. Nouvelles stations : 19. *Phoronis psammophila* (massifs d'Hermelles) ; 18. *Phoronis muelleri* (stations de 14 à 48 m) ; 39. *Phoronis psammophila* (a, station étudiée par Emig ; c, par Euzet et Poujol ; b, présence signalée par ces auteurs).

Phoronis psammophila

Dans la baie de Bourgneuf (fig. 1, localité 19), *Ph. psammophila* a été récoltée dans des massifs d'Hermelles, dans la zone intertidale, par GRUET (thèse de 3e cycle en cours) ; elle vit dans des interstices des massifs, où s'accumulent débris divers, sable et vase.

Dans l'étang de Thau, localité-type de *Ph. sabatieri* Roule, j'ai retrouvé *Ph. psammophila* dans des sables fins, chargés de graviers, à une profondeur de 1,5 à 2 m (fig. 1, localité 39a).

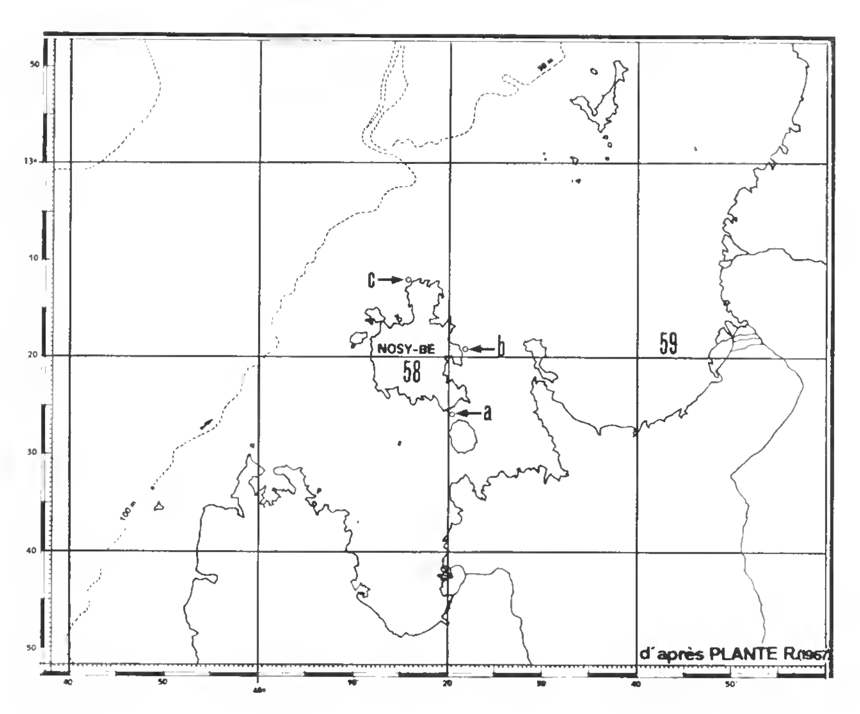


FIG. 2. — Localisation des stations 58 (Nosy-Bé, Madagascar) et 59 (Baie d'Ambaro, Madagascar) : *Phoronopsis californica* (58 a), *Phoronis australis* (58 b, c), *Phoronis muelleri* (59).

Phoronis muelleri

Elle est signalée pour la première fois sur les côtes françaises, près de l'île d'Oléron (fig. 1, localité 18). *Ph. muelleri* vit dans des vases, vases sableuses et sables à une profondeur de 14 à 48 m. Elle a été récoltée par F. LAGARDÈRE (thèse de 3e cycle en cours).

Phoronis hippocrepia

Dans l'étang de Berre (fig. 1, localité 41), *Ph. hippocrepia* a été récoltée au cours d'une plongée, sous sa forme encroûtante, sur un pieu en bois enfoncé dans la vase, à une profondeur de 8 m.

A Marseille, dans le Vieux-Port (fig. 1, localité 44), *Ph. hippocrepia* « tapisse » les quais, depuis la surface jusqu'au fond (profondeur d'environ 8 m). Elle est perforante dans les pierres des quais et dans des coquilles d'huîtres mortes. Les tubes sont généralement libres sur un tiers ou la moitié de leur longueur, recouverts de vases et de débris divers.

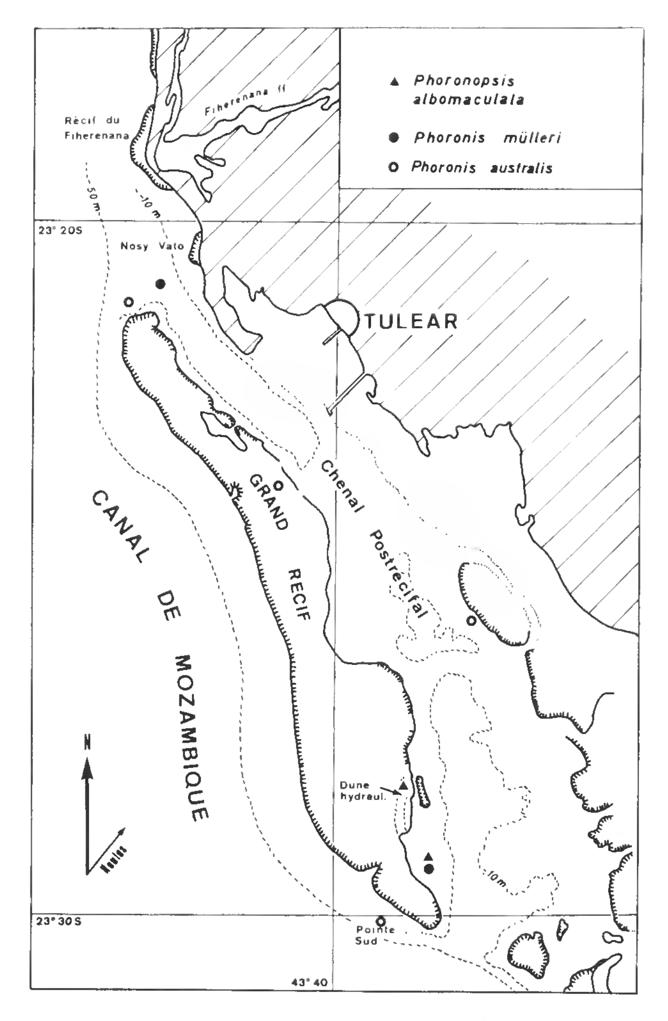


Fig. 3. — Localisation des Phoronidiens de la station 57 (Tuléar, Madagascar), d'après Emig et Thomassin (1969).

Phoronis australis

Les exemplaires ont été récoltés par Thomassin à Madagascar dans deux localités : — Nosy-Bé (fig. 2 : stations 58b, c) à l'extérieur du récif de Béfefeky et du récif d'Amporaha à une profondeur de 10 à 12 m ; — Tuléar (fig. 3) depuis quelques centimètres d'eau jusqu'à 30 m de profondeur. *Ph. australis* est présente dans la partie muqueuse du tube

des *Cerianthus* (fonds vaseux ou herbiers). Cette espèce vit dans des eaux chargées de particules en suspension et soumises à une agitation.

Ayant étudié personnellement tous les caractères taxonomiques des espèces provenant des nouvelles localités décrites ci-dessus, nous mentionnons les résultats dans les chapitres suivants.

Nous avons indiqué sur les figures 1 et 4 les principales localités où des Phoronidiens sont signalés, tandis que nous dressons ci-dessous la répartition par espèces, avec le numéro de la localité (fig. 1 et 4) et les auteurs mentionnant l'espèce.

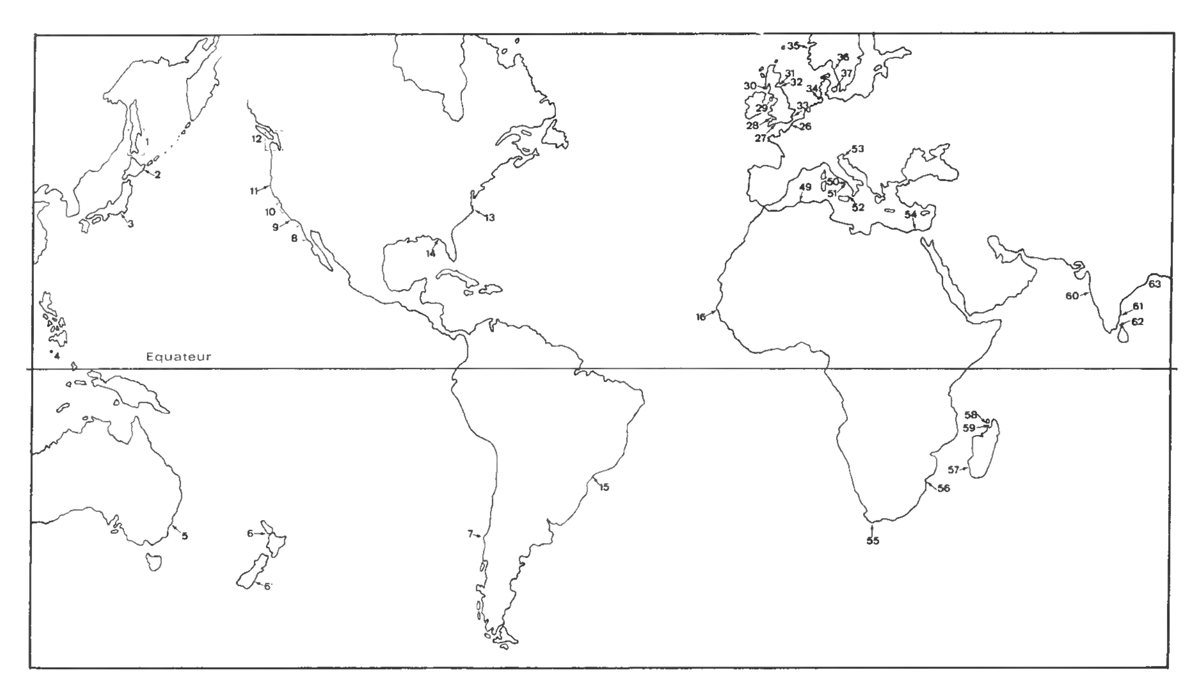


Fig. 4. — Répartition géographique des Phoronidiens ; les stations 17 à 25 et 38 à 48 sont représentées sur la figure 1. Pour la légende des numéros, voir le chapitre « Répartition des Phoronidiens ».

Phoronis ovalis

6. Piha [Morton et Miller, 1968] ; 6'. Péninsule Otago [Silen, 1956] ; 7. Chili [Emig, 1969*c*] ; 12. Puget Sound, San Juan Island [Marsden, 1959] ; 15. Santos (île Porchat) [Marcus, 1949 ; Lonoy, 1954 ; Forneris, 1959 ; Emig, 1969*c*] ; 29. Ile de Man [Bruce, Colman et Jones, 1963] ; 31. Inchkeith (Firth of Forth) [Wright, 1856] ; 31. St-Andrews [Meek, 1917] ; 32. St-Mary Island [Harmer, 1917] ; 34. Helgoland [Cori, 1939] ; 35. Bergen [Lonoy, 1954] ; 36. Gullmar Fiord [Silen, 1952 ; Emig, 1969*c*] ; 37. Øresund [Brattström, 1943 ; Lonoy, 1954] ; 38. Cap Béar [Theodor, 1964 ; Emig, 1969*c*].

Phoronis hippocrepia

15. Santos, Canameia [Forneris, 1959] ; 17. Arcachon [Emig, 1967*a*] ; 22. Roscoff [Cori, 1925] ; 24. Ile de Tatihou [Hartlaub, 1904] ; 25. Wimereux [Giard, 1878 ; Selys-Longchamps, 1907] ;

26. Ostende [Van Beneden, 1858] ; 27. Plymouth [Garstang, 1891 ; Shearer, 1904] ; 27. Falmouth [Garstang, 1891] ; 28. Ilfracombe [Wright, 1856] ; 28. Tenby [Dyster, 1859] ; 30. Millport [Kolliker, 1864] ; 33. Sheerness (?) ; 34. Helgoland [Selys-Longchamps, 1903] ; 36. Gullmar Fiard [Theel, 1907 ; Silen, 1952 ; Emig, 1970] ; 41. Étang de Berre [Emig] ; 44. Vieux-Port, Marseille [Emig] ; 51. Port de Naples [Kowalevsky, 1867 ; Foettinger, 1882 ; Caldwell, 1882 ; Cori, 1889, 1890 ; Selys-Longchamps, 1907] ; 55. False Bay [Gilchrist, 1907].

Phoronis ijimai

2. Akkeshi Bay [Uchida et Iwata, 1955] ; 3. Misaki [Oka, 1897 ; Ikeda, 1901] ; 8. Los Angeles [Marsden, 1959] ; 10. San Francisco et Monterey Bay [Marsden, 1959] ; 12. Vancouver Island, San Juan Island [Pixell, 1912 ; Marsden, 1957, 1959 ; Zimmer, 1964, 1967 ; Emig, 1971].

Phoronis australis

3. Misaki [Ikeda, 1901, 1902, 1903 ; Kume, 1953 ; Silen, 1954*b*] ; 5. Port-Jackson [Haswell, 1883, 1885, 1893 ; Benham, 1889] ; 16. Embouchure de la Somone [Emig et Marche-Marchad, 1969] ; 56. Inhaca Island [Mc Nae et Kalk, 1958] ; 57. Tuléar [Emig dét., Thomassin réc.] ; 58. Nosy-Bé [Emig dét., Thomassin réc.] ; 60. Port-Okha [Nair et Shaw, 1956] ; 62. Krusadaï Island [Menon, 1927] ; ? Philippines [Cori, 1939].

Phoronis buskii

4. Philippines [Mc Intosh, 1881, 1888 ; Mastermann, 1900].

Phoronis bhadurii

63. Digha, Bengal (Indes) [Ganguly et Majumdar, 1967].

Phoronis psammophila et **Phoronis architecta**

8. Los Angeles [Marsden, 1959] ; 12. Defiance Point [Marsden, 1959] ; 13. Beaufort [Andrews, 1890 ; Brooks et Cowles, 1905 ; Marsden, 1959] ; 14. Alligator Harbor [Long, 1960 ; Naqui, 1968 ; Emig] ; 19. Nantes [Emig dét., Gruet réc.] ; 20. Golfe du Morbihan [Glémarec, 1964 ; Emig, 1968*b*] ; 21. Concarneau [Emig, 1969*a*] ; 23. Dinard [Emig, 1969*a*] ; 39. Étang de Thau [Roule, 1889 ; Selys-Longchamps, 1907 ; Euzet et Poujol, 1963 ; Emig] ; 40. Golfe de Fos [Emig, 1969*a*] ; 41. Étang de Berre [Emig, 1966, 1968*b*, 1969*a*] ; 42. Anse de Vernon [Emig, 1969*a*] ; 43. Golfe de Marseille [Picard, 1965 ; Emig, 1966, 1969*a*] ; 45. Calanque de Port-Miou [Emig, 1968*b*] ; 46. Baie des Lecques [Emig, 1966] ; 47. Baie de Bandol [Emig, 1966] ; 48. Baie du Brusc [True-Schlenz, 1965 ; Emig, 1968*b*] ; 49. Baie de Castiglione [Emig, 1968*b*] ; 50. Fusaro, Lucrino [Selys-Longchamps, 1907] ; 51. Naples [Selys-Longchamps, 1907] ; 52. Messine [Cori, 1889, 1890 ; Shearer, 1904 ; Selys-Longchamps, 1907] ; 61. Porto-Nuovo [Balasubrahmanyan, 1959].

Phoronis muelleri

1. Détroit de Tartarie, golfes d'Aniva et de Patience, cap Nakho, détroit sud des îles Kouriles [Mamkaev, 1962] ; 18. Ile d'Oléron [Emig dét., Lagardère réc.] ; 29. Ile de Man [Judges, 1953 ; Bruce, Colman et Jones, 1963] ; 34. Helgoland [Selys-Longchamps, 1903 ; Schultz, 1903] ; 36. Gullmar Fiord [Gustafson, 1936 ; Silen, 1952 ; Emig, 1970] ; 37. Øresund [Brattström, 1943] ; 53. Canal de Leme [Steuer, 1933 ; Vatova, 1934] ; 54. Abudkir [Steuer, 1936] ; 57. Tuléar [Emig, 1970] ; 59. Baie d'Ambaro [Emig, 1970].

Phoronis pallida

8. Los Angelcs [Marsden, 1959] ; 10. Point Richmond [Hyman, 1958 ; Marsden, 1959 ; Jones, 1961] ; 36. Gullmar Fiord [Silen, 1952 ; Emig, 1969*c*].

Phoronopsis albomaculata

5. False Bay [Gilchrist, 1907, 1919] ; 57. Tulćar [Emig et Thomassin, 1969].

Phoronopsis harmeri

1. Détroit de Tartarie, golfes d'Aniva et de Patience [Mamkaev, 1962] ; Balboa Bay (Californie) [Hilton, 1930] ; Bodega Bay (Californie) [Hyman, 1958] ; 8. Los Angeles [Marsden, 1959 ; Hilton, 1930] ; 9. Moro Bay [Marsden, 1959 ; Hilton, 1930] ; 10. San Franeiseo [Marsden, 1959 ; Johnson, 1967 ; Emig, 1967*b*] ; 10. Monterey Bay [Hilton, 1930 ; Mc Ginitie et Mc Ginitie, 1949 ; Wilson et Bullock, 1958 ; Rattenbury-Marsden, 1953, 1954, 1959] ; 11. Humbolt Bay [Torrey, 1901] ; 12. Vancouver Island, San Juan Island [Torrey, 1901 ; Pixell, 1912 ; Wilson et Bullock, 1958 ; Marsden, 1959 ; Zimmer, 1964].

Phoronopsis californica

7. Estuaires de la Californie sud [Mc Ginitie et Mc Ginitie, 1949] ; Balboa Bay (Californie) [Hilton, 1930] ; 58. Nosy-Bé [Emig et Plante, 1969].

Nous pouvons résumer la présence des Phoronidiens dans les principaux océans et mers dans le tableau ci-après.

Présence des Phoronidiens dans les principaux océans et mers

	Pacifique	Atlantique	Méditerranée	Océan Indien
Ph. ovalis	+	+	+	
Ph. hippocrepia		+	+	+
Ph. ijimai	+			
Ph. australis	+	+		+
Ph. buskii				+
Ph. psammophila	+	+	+	+
Ph. muelleri	+	+	+	+
Ph. pallida	+	+		
Php. albomaculata				+
Php. harmeri	+			
Php. californica	+			+

Remarques

Schultz (1897) a étudié le développement embryonnaire d'une *Phoronis* récoltée à Sébastopol (Crimée, URSS), espèce que Selys-Longchamps (1907) nomma *Phoronis euxinicola.*

A Port-Jackson (Australie), Haswell (1893) décrit une deuxième espèce de *Phoronis*, vivant sur des coquilles d'huîtres dans le même biotope vaseux que *Ph. australis*. Le tube est hyalin, membraneux et dépourvu de grains de sable ; le nombre de tentacules est d'une centaine. Haswell rapporte cette espèce à *Ph. psammophila*, mais il est plus probable qu'il s'agisse de *Ph. hippocrepia.*

Gravely (1927) signale une *Phoronis* sp. à Porites Bay dans les îles Krusadaï (Inde).

Des recherches effectuées pour retrouver *Ph. ovalis* (Emig, 1969*c* ; 1970) sont restées infructueuses, d'une part dans le Gullmar Fiord pour les localités signalées par Silen (1952), d'autre part près du cap Béar par Theodor (1964).

En conclusion, bien que les Phoronidiens soient représentés dans les grands ensembles océaniques, leur localisation n'est encore connue que de façon fragmentaire. Il reste à souhaiter que, dans les années à venir, nos connaissances sur la répartition des Phoronidiens soient largement complétées, surtout par l'emploi de nouveaux moyens de prélèvement.

B. GRANDS TRAITS DE L'ORGANISATION DES PHORONIDIENS

Les Phoronidiens vivent dans un tube cylindrique, dans lequel ils se déplacent librement ; ce tube, sécrété par l'épiderme, est formé d'une substance chitineuse (Hyman, 1958) en une ou plusieurs couches.

Les espèces vivant dans des sédiments meubles y sont enfoncées verticalement, isolées ; leur tube est recouvert de vase, grains de sable ou débris divers selon la nature et la granulométrie du sédiment. En fonction de ces dernières, le tube est soit rectiligne, soit plus ou moins sinueux, selon la facilité de pénétration dans le sédiment. Les espèces perforantes possèdent généralement un tube translucide, sinueux et dépourvu de particules, sauf si le tube dépasse du substrat. Le tube des Phoronidiens s'arrondit dans sa partie postérieure et ne présente qu'une très faible ouverture (pl. II, fig. 1).

Des observations en plongée nous ont permis de vérifier que les Phoronidiens en extension normale occupent toute la longueur du tube, comme le décrit Selys-Longchamps (1903) : « Im ausgestreckten Zustande ist die Länge der Tiere der der Röhre gleich, oder übertrifft sie sogar ein wenig. » Au cours du prélèvement, l'animal se contracte pour n'occuper qu'un tiers à un cinquième de la longueur du tube (pl. II, fig. 1) ; de nombreux auteurs ont d'ailleurs émis des hypothèses sur la longueur de l'animal par rapport à son tube, car ils ont étudié des exemplaires rétractés.

La longueur des Phoronidiens varie largement selon les espèces : la plus petite, *Phoronis ovalis*, n'excède pas 15 mm, tandis que la plus grande, *Phoronopsis californica*, dépasse 450 mm. Le diamètre du corps varie en fonction de la longueur de l'animal, de son état de contraction et des régions du corps. Les colorations des Phoronidiens sont rose, jaunâtre, brune, verte, pourpre, noire ; elles peuvent être uniformes, présentes seulement dans la partie antérieure, plus vives dans le lophophore. Certaines espèces possèdent une ou plusieurs pigmentations.

Le corps des Phoronidiens comprend trois régions :

— le *prosome*, rudimentaire, est réduit à une languette préorale, l'épistome ;

— le *mésosome* est formé principalement de la couronne tentaculaire ou lophophore ;

— le *métasome* est constitué par le corps cylindrique dont la partie postérieure élargie s'appelle l'ampoule.

I. Lophophore

La couronne tentaculaire est en forme de fer à cheval, sur les bords duquel s'insèrent les tentacules. Sur la face anale, les pointes du lophophore sont plus ou moins incurvées vers la cavité lophophorale (pl. III, fig. 1-5 ; pl. VIII, fig. 5) ou enroulées en spirales, dont le nombre de tours varie selon les espèces de 1,5 à 5 ou plus (pl. III, fig. 6, 7, 9).

Le nombre de tentacules croît avec la complexité de la forme du lophophore. Ce dernier présente généralement une zone d'accroissement du nombre de tentacules dans la concavité lophophorale (fig. 5).

II. Paroi du corps

La paroi du métasome comprend de l'extérieur vers l'intérieur plusieurs couches successives. L'*épiderme* est limité vers l'extérieur par une bordure en brosse (à microvillosités), mise en évidence au microscope électronique ; cette bordure a toujours été considérée par tous les auteurs comme une cuticule. Dans le genre *Phoronopsis*, l'épiderme présente sous le lophophore une invagination plus ou moins marquée (pl. III, fig. 8). Le *plexus nerveux*

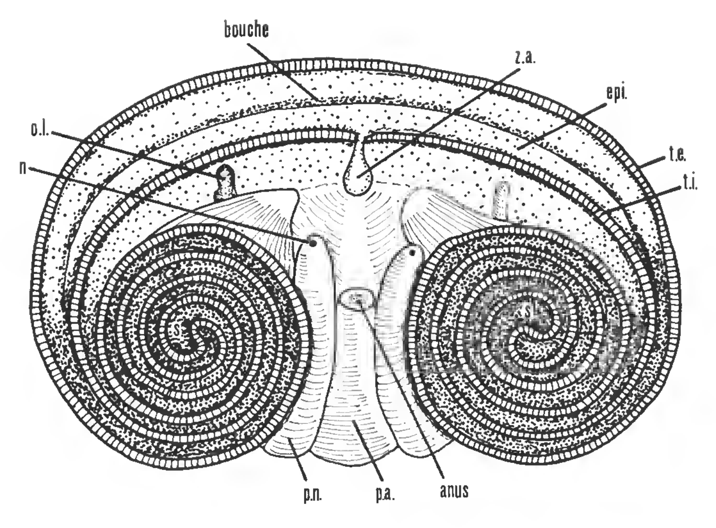


Fig. 5. — Schéma du lophophore et de la partie antérieure de *Phoronis australis* (d'après Benham, 1889). *épi* : épistome ; *n* : néphridiopore ; *o.l.* : organe lophophorien ; *p.a.* : papille anale ; *p.n.* : papille néphridiale ; *t.e.* : rangée de tentacules externes ; *t.i.* : rangée de tentacules internes ; *z.a.* : zone d'accroissement des tentacules.

est situé à la base de l'épiderme (fig. 6) ; une *membrane basale*, épaisse, véritable substance de soutien lui fait suite. A l'intérieur du corps on distingue deux *couches musculaires*, *circulaire*, s'appuyant sur la membrane basale, et *longitudinale* (pl. VII). La musculature longitudinale est formée de faisceaux, chaque muscle comprenant des faisceaux marginaux situés de chaque côté d'un faisceau central (fig. 31). Le nombre de muscles longitudinaux varie d'un individu à l'autre et d'une espèce à l'autre, parfois au sein d'un même exemplaire. Les formules musculaires (Selys-Longchamps, 1907) sont établies en fonction du nombre de muscles dans chaque compartiment du métacœlome. Cette musculature longitudinale est généralement plus développée du côté gauche ou du côté oral, provoquant une asymétrie du corps ; mais chez certaines espèces, comme chez *Phoronis hippocrepia* par exemple, elle est plus marquée du côté droit.

III. Système nerveux

Le système nerveux des Phoronidiens, basi-épithélial, se compose d'un ganglion cérébroïde, situé dans la concavité lophophorale (fig. 6, 9) sous la papille anale (entre celle-ci et la bouche) ; du nerf circulaire partant de ce ganglion et décrivant un cercle complet à la base du lophophore (fig. 6) ; d'une ou deux fibres nerveuses géantes qui se prolongent depuis ce ganglion jusqu'à l'ampoule, près de l'insertion des mésentères latéraux (fig. 6 ; pl. VII), enfin d'un plexus diffus dans tout le corps, placé entre l'épiderme et la membrane basale. Nous omettons volontairement les innervations des tentacules et divers organes.

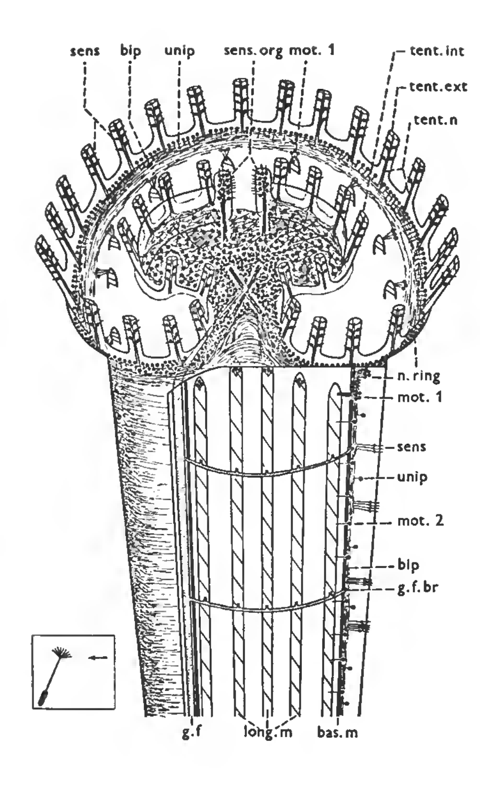


Fig. 6. — Représentation schématique de la structure du système nerveux d'une espèce à une seule fibre géante (*g.f.*). Bouche et épistome ne sont pas représentés. Les positions de l'anus et des néphridiopores sont indiquées par des cercles. Au centre du lophophore, dont les tentacules sont coupés à la base, se situe le ganglion cérébroïde ; *n.ring* : nerf circulaire (d'après Silen, 1954*b*).

IV. Cœlomes

Chaque métamère possède une cavité cœlomique. Mésosome et métasome sont séparés par un septum oblique, le diaphragme, inséré à la base des tentacules, au niveau du nerf circulaire.

Le métacœlome est entièrement divisé verticalement en deux compartiments gauche et droit, par le mésentère principal ou médian (fig. 7). Chacun de ces compartiments est à nouveau divisé dans le sens de la longueur, secondairement, par un mésentère latéral

(fig. 7). Ces deux mésentères latéraux sont incomplets ; ils débutent au niveau des entonnoirs des néphridies et s'arrêtent avant d'atteindre la partie terminale de l'ampoule. Ils manquent chez *Ph. ovalis*, tandis que chez *Ph. muelleri* seul le gauche est absent.

Cette disposition des mésentères est utilisée pour établir les formules musculaires, en comptant le nombre de muscles longitudinaux dans chaque compartiment cœlomique ; elle se représente ainsi :

	mésentère médian oral	
mésentère latéral gauche	cœlome oral gauche | cœlome oral droit	mésentère latéral droit
	cœlome anal gauche | cœlome anal droit	
	mésentère médian anal	

Le métacœlome communique avec l'extérieur par les métanéphridies, qui servent de cœlomoductes.

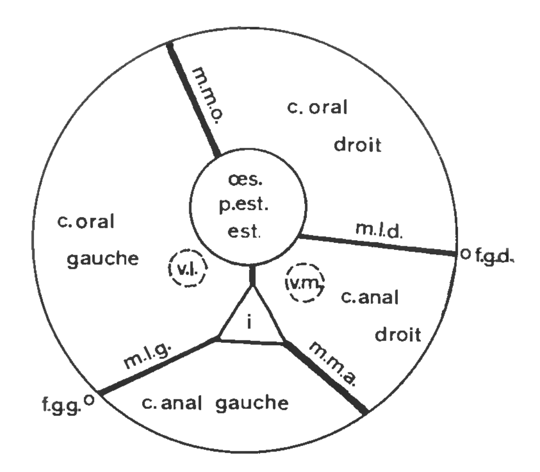


Fig. 7. — Schéma d'une coupe transversale du métasome (mésentères et cavités cœlomiques). *c.* : cœlome ; *est.* : estomac ; *f.g.d.* : fibre géante droite ; *f.g.g.* : fibre géante gauche ; *i* : intestin ; *m.l.d.* : mésentère latéral droit ; *m.l.g.* : mésentère latéral gauche ; *m.m.a.* : mésentère médian anal ; *m.m.o.* : mésentère médian oral ; *œs.* : œsophage ; *p.est.* : préestomac ; *v.l.* : vaisseau sanguin latéral ; *v.m.* : vaisseau sanguin médian.

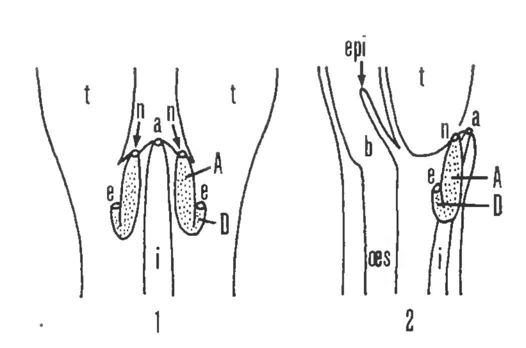


Fig. 8. — Schéma de la partie antérieure du corps avec localisation des néphridies du type à un seul entonnoir : 1, vue anale ; 2, vue latérale.

A : branche ascendante ; *a* : anus ; *b* : bouche ; *D* : branche descendante ; *e* : entonnoir ; *epi* : épistome ; *i* : intestin ; *n* : néphridiopore ; *œs* : œsophage ; *t* : tentacules.

V. Néphridies

Les néphridies de chaque espèce présentent des caractères spécifiques et nous les considérons actuellement comme le meilleur critère de détermination. L'existence des néphridies a été reconnue par Dyster (1858), qui les nomma oviductes après avoir observé le passage des œufs. Caldwell (1882) utilisa le premier le terme de néphridies.

D'après leur anatomie, ce sont des métanéphridies ; chaque espèce en possède une paire (fig. 8), située dorsalement sous le diaphragme, de chaque côté de l'intestin et au niveau de l'insertion des mésentères latéraux. Leur forme est généralement en U avec une branche descendante (fig. 8), absente chez certaines espèces, et une branche ascendante. Leur épithélium est cilié, plus fortement dans les entonnoirs et les néphridiopores.

Les néphridies s'ouvrent dans la cavité cœlomique par un ou deux entonnoirs ; la branche descendante leur faisant suite est située dans la cavité cœlomique ; elle s'infléchit et pénètre dans la paroi du corps, devenant alors branche ascendante (fig. 20-24 ; pl. IV-VI, VIII). Cette dernière s'ouvre à l'extérieur, près de l'anus, par le néphridiopore (ou pore urinaire) soit sur la papille anale, soit sur la papille néphridiale.

Faisant communiquer le métacœlome avec l'extérieur, les néphridies jouent probablement un rôle important dans l'équilibre du milieu cœlomique et dans l'excrétion des déchets métaboliques ; elles font égalcment office de gonoductes.

VI. Tractus digestif

Le tube digestif des Phoronidiens est en forme d'U et se subdivise en quatre parties : œsophage, préestomac, estomac, intestin. La branche descendante du tube digestif (fig. 9) débute par la bouche, située à l'intérieur du fer à cheval du lophophore et surmontée par l'épistome (fig. 5). Cette branche est formée de l'œsophage à paroi épaisse, du préestomac avec un épithélium mince et caractérisé par la présence d'une gouttière ciliée (pl. VII, fig. 5, 6, 9) et de l'estomac (fig. 9). Ce dernier, à paroi épaisse, est situé dans l'ampoule et entouré du sinus sanguin. L'intestin constitue à lui seul la branche ascendante. Il est séparé de l'estomac par un pylore (fig. 9) ; l'anus est placé sur la papille anale (fig. 10), à l'extérieur de la cavité lophophorale, au même niveau que la bouche (fig. 9).

VII. Système circulatoire

Le système circulatoire des Phoronidiens est clos, formé par deux vaisseaux longitudinaux qui parcourent le métasome et communiquent postérieurement par le sinus péristomacal et antérieurement par le vaisseau lophophoral (fig. 11).

Le vaisseau lophophoral est divisé en deux vaisseaux accolés (fig. 10) : l'arc lophophoral afférent, interne, dans lequel se jette le vaisseau médian, et l'arc lophophoral efférent, externe, duquel sortent les deux branches du vaisseau latéral. Chaque tentacule possède un capillaire, dans lequel le sang est oxygéné.

Sortant du vaisseau lophophoral, les deux branches du vaisseau latéral se réunissent au niveau de l'œsophage (fig. 11). Le vaisseau latéral, efférent et artériel, se prolonge ventralement jusque dans le sinus péristomacal. Issu de ce sinus, le vaisseau médian, afférent, veineux et dorsal, se jette dans le vaisseau lophophoral.

Chez *Phoronis ovalis*, il existe au niveau de l'œsophage un autre vaisseau efférent, près du mésentère médian ventral, le vaisseau « accessoire » (fig. 11 ; pl. VII, fig. 3). On

remarque l'absence des deux branches du vaisseau latéral, mais on distingue (Emig, 1969*c*) la présence d'un vaisseau latéral gauche et d'un vaisseau latéral droit (fig. 11 ; pl. VII, fig. 4). Le vaisseau « accessoire » se jette à la fin de l'œsophage dans le vaisseau latéral gauche (fig. 11).

Le vaisseau latéral présente chez toutes les espèces des cæcums vasculaires.

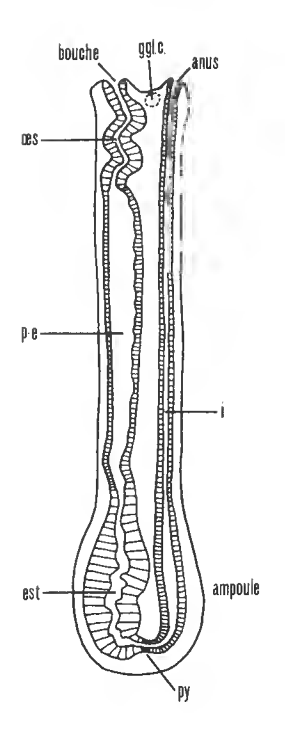


Fig. 9. — Coupe du tube digestif des Phoronidiens ; *est* : estomac ; *ggl.c.* : ganglion cérébroïde ; *i* : intestin ; *œs* : œsophage ; *p.e* : préestomac ; *py* : pylore.

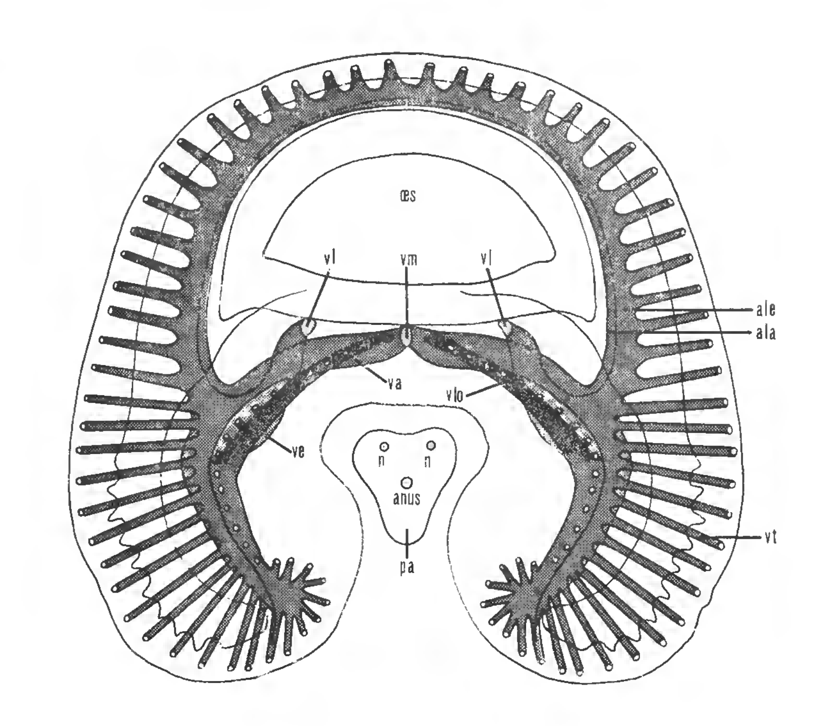


Fig. 10. — D'après Selys-Longchamps (1907) : « Figure demi-schématique, reconstituée, du système sanguin lophophoral. Le vaisseau lophophoral, sur lequel s'embranchent les vaisseaux tentaculaires, coupés à leur base, ne forme pas un arc complet, mais il est interrompu en arrière de la bouche. » Ce vaisseau est formé de deux arcs juxtaposés, afférent et efférent. *ala* : arc lophophoral afférent ; *ale* : arc lophophoral efférent ; *n* : néphridiopore ; *œs* : œsophage ; *pa* : papille anale ; *va* : vaisseau afférent ; *ve* : vaisseau efférent ; *vl* : vaisseau latéral ; *vlo* : vaisseau lophophoral ; *vm* : vaisseau médian ; *vt* : vaisseau tentaculaire.

Le sang rouge des Phoronidiens provient de la présence de l'hémoglobine (Lankester, 1872) dans les globules sanguins. Ohuye (1943) a fait une étude détaillée du sang de *Ph. ijimai*, tandis que la circulation a été étudiée sous divers aspects par Bethe (1927), Enriques (1905), Emig (1966), Selys-Longchamps (1907).

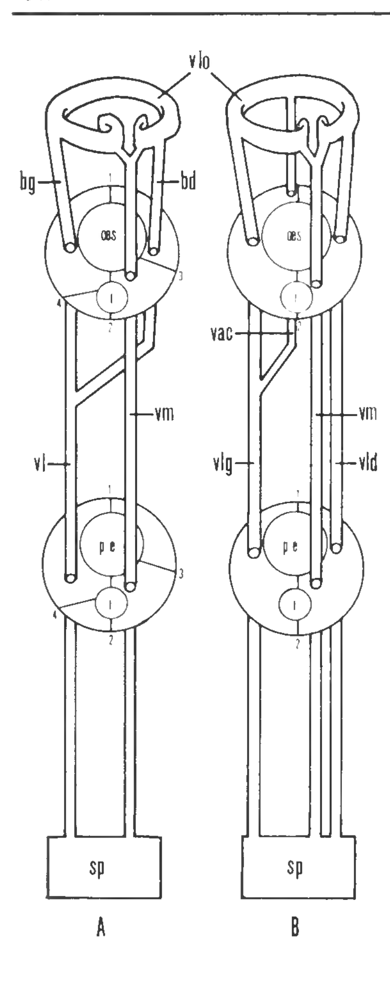


Fig. 11. — Schéma du système circulatoire dans le métasome des espèces de Phoronidiens (A) comparé à celui de *Phoronis ovalis* (B). *bd* : branche droite, *bg* : branche gauche du vaisseau latéral ; *i* : intestin ; *œs* : œsophage ; *pe* : préestomac ; *sp* : sinus péristomacal ; *vac* : vaisseau « accessoire » ; *vl* : vaisseau latéral ; *vld* : vaisseau latéral droit ; *vlg* : vaisseau latéral gauche ; *vlo* : vaisseau lophophoral ; *vm* : vaisseau médian. Mésentères : 1, médian oral ; 2, médian anal ; 3, latéral droit ; 4, latéral gauche.

VIII. Gonades

Les Phoronidiens sont soit hermaphrodites, soit dioïques. Les gonades se développent dans l'ampoule. Dans les espèces dioïques, les gonades peuvent remplir presque entièrement l'ampoule (pl. 11, fig. 8, 9). Chez les espèces hermaphrodites, les ovaires sont généralement dorsaux par rapport au vaisseau latéral et les testicules sont ventraux (pl. II, fig. 7). Selon les espèces, les produits sexuels sont soit rejetés directement dans l'eau de mer, soit retenus jusqu'aux premiers stades larvaires dans le lophophore.

Les organes lophophoraux (Dyster, 1858) sont des glandes sexuelles annexes (Zimmer, 1964 ; 1967) qui se développent dans la concavité lophophorale au cours de la maturation des gonades. Les espèces qui incubent les premiers stades larvaires possèdent des glandes nidamentaires (découvertes par Zimmer, 1964) dont le rôle est de retenir les larves dans le lophophore. Les organes lophophoraux sont présents chez tous les individus mâles, sauf chez *Ph. ovalis* ; les femelles incubantes possèdent des glandes nidamentaires. Les espèces

hermaphrodites portent également des organes lophophoraux, ainsi que les glandes nidamentaires, si elles sont incubantes (fig. 12).

La larve des Phoronidiens est nommée *Actinotrocha* (Müller, 1846) ; elle présente généralement un stade pélagique planctonique, exception faite pour *Ph. ovalis*.

Chez quelques espèces, on connaît des reproductions asexuées, soit par fission transverse (*Phoronis ovalis*, *Phoronopsis albomaculata*), soit par bourgeonnement (*Phoronis ovalis*), ou par régénération d'un nouvel individu à partir du lophophore (*Ph. ovalis*).

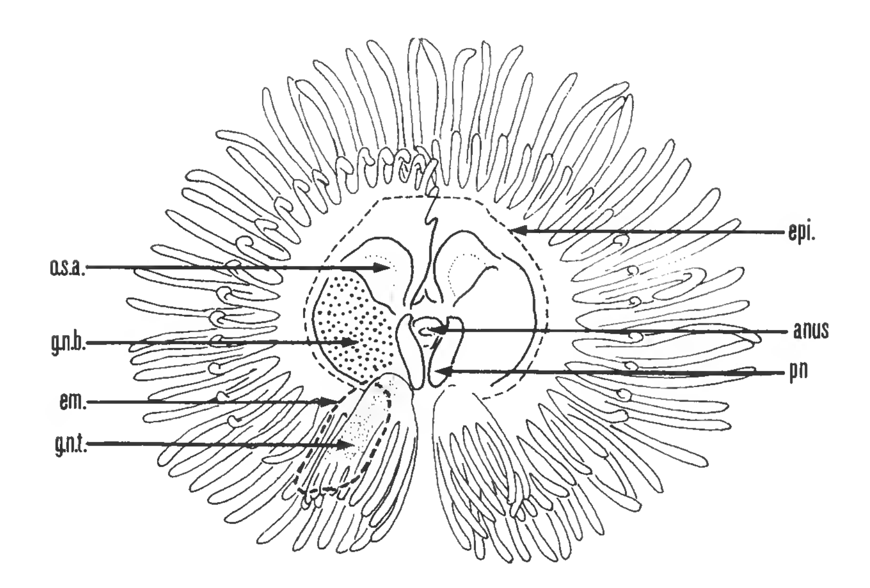


Fig. 12. — Diagramme des glandes sexuelles annexes de *Phoronis ijimai* (*vancouverensis*), vue de la concavité lophophorale (d'après Zimmer, 1967). *epi.* : épistome ; *em.* : position des embryons ; *g.n.b.* : glande nidamentaire basale ; *g.n.t.* : glande nidamentaire tentaculaire ; *o.s.a.* : organe spermatophoral accessoire (organe lophophorien) ; *pn* : papille néphridiale.

IX. Autotomie

Les Phoronidiens autotomisent très facilement et rapidement leur lophophore ; l'autotomie se produit sous le lophophore, légèrement en dessous des néphridies. Au cours d'un prélèvement, la plupart des individus autotomisent leur lophophore ; il est donc nécessaire de fixer rapidement les animaux, car au cours de cette séparation disparaissent les principaux critères de détermination.

En conclusion, dans ce chapitre, nous nous sommes limité aux principaux traits anatomiques correspondant aux caractères utilisés dans la taxonomie ; nous avons volontairement passé sous silence toutes les connaissances anatomiques détaillées. Notre but n'était que de faciliter l'exposé des caractères taxonomiques et leurs variations spécifiques, tout en rappelant succinctement l'organisation générale de la classe des Phoronida.

C. MÉTHODES

Récolte et détermination sont deux problèmes techniques à résoudre pour l'étude des Phoronidiens.

I. Récolte

Que les prélèvements soient qualitatifs ou quantitatifs, nous n'avons obtenu que de médiocres résultats avec les moyens utilisés couramment, bennes et dragues. Néanmoins, pour certaines espèces et certains biotopes « favorables », ces moyens permettent un échantillonnage suffisant. C'est le cas pour *Phoronis ovalis*, quand elle perfore des coquilles mortes posées sur le fond et pour *Ph. muelleri*, présente dans des vases. Personnellement, j'ai fait appel à deux techniques de récolte qui m'ont fourni d'excellents résultats. D'abord la plongée en scaphandre autonome, qui présente l'avantage de permettre l'observation et la récolte directement sur le fond. Elle se révèle précieuse pour la découverte de nouvelles localités, notamment dans le cas de *Ph. hippocrepia*, fréquemment fixée sous des surplombs ou des parois verticales. Ensuite, l'invention des aspirateurs sous-marins (Emig et Lienhart, 1966 ; 1968), qui peuvent être utilisés en plongée ou depuis un navire, nous a permis d'augmenter l'efficacité des récoltes. A titre d'exemple, comparons les résultats obtenus par plusieurs méthodes sur un fond de sables fins de la plage du Prado (golfe de Marseille).

	Volume de sédiment filtré	Surface	Nombre de *Phoronis*
Drague Charcot	50 dm^3	?	1 à 9
Comptage direct en plongée	—	1/10 m^2	environ 500
Aspirateur sous-marin automatique	30 dm^3	1/10 m^2	1 200 à 1 700

L'explication des différences dans ces résultats est facile. La drague Charcot, du fait d'un sédiment compact et difficile à pénétrer, ne fait qu' « écrémer » la surface ; les *Phoronis* se rétractent dans leurs tubes et ne sont pas récoltées. Le comptage en plongée ne peut être qu'approximatif, un certain nombre de *Phoronis* se rétractent à l'approche du plongeur. L'aspirateur sous-marin automatique prélève le sédiment jusqu'à une profondeur de 30 cm, ce qui permet de récolter toutes les *Phoronis*, même si elles se contractent au fond du tube (dans cette localité, *Ph. psammophila* mesure généralement de 10 à 15 cm).

La plupart des espèces de Phoronidiens ont une longueur comprise entre 80 et 250 mm, le moyen de récolte utilisé doit donc atteindre ou dépasser cette profondeur. Car il faut tenir compte de la rétraction de l'animal au fond du tube.

II. Détermination

Les Phoronidiens ne peuvent être déterminés que d'après des coupes histologiques. Bien que les techniques utilisées soient des plus simples, il faut les connaître et disposer du matériel nécessaire.

A titre indicatif, je tiens à mentionner les techniques et processus utilisés le plus couramment :

— Fixation : Bouin, Bouin-Hollande ; ces fixateurs permettent un séjour relativement prolongé des exemplaires.

— Déshydratation et inclusion : alcool 95° (3 bains d'une heure) ; alcool 100° (3 bains d'une heure) ; toluène (3 bains de 20 minutes) ; paraffine 54-56° dans étuve à 58° (3 bains de 3 heures) ; inclusion dans paraffine 54-56°.

— Coupes : effectuées à 7 μ.

— Coloration : celle à l'Azan d'après Heidenhain donne les meilleurs résultats : Azan A dans étuve à 60° (une heure) ; acide phosphotungstique à 5 % (une heure) ; Azan B (25 minutes) ; déshydratation par alcool 100° ; montage à l' « Euparal » ou, après toluène, au Baume de Canada. Dans le cas d'une fixation trop prolongée, on peut remplacer la coloration à l'Azan par le Trichrome de Ramon y Cajal (Martoja et Martoja, 1967).

Remarques

Pour l'inclusion, les Phoronidiens seront placés perpendiculairement à la paroi de coupe, lophophore en premier.

Les individus sont toujours récoltés dans leur tube. Si les animaux sont prélevés vivants, il suffit de les laisser séjourner quelques heures dans un aquarium pour qu'ils quittent leur tube. Mais dans ce cas, le lophophore s'autotomise fréquemment. Le meilleur résultat est encore obtenu en brisant délicatement le tube entre les doigts et en le tirant de chaque côté, lentement, pour extraire l'animal. Dans le cas d'animaux fixés lors du prélèvement, il faut enlever le tube avec des pinces fines, sous une loupe.

D. CARACTÈRES TAXONOMIQUES

Pour la détermination des Phoronidiens, nous avons retenu neuf caractères taxonomiques. Ces derniers correspondent aux caractères généralement utilisés par la plupart des auteurs, mais leur étude est restée trop sommaire et leur description insuffisante. Ces caractères sont les suivants :

— le *biotope* : malheureusement nous ne possédons que des indications fragmentaires, de sorte qu'il est encore difficile d'en tirer des conclusions ;

— la *présence ou l'absence de l'invagination* de l'épiderme sous le lophophore, pour la distinction des deux genres, respectivement *Phoronis* et *Phoronopsis* ;

— la *longueur* de l'animal, ainsi que le *diamètre* du corps, peuvent varier au sein d'une même espèce, selon l'âge et l'état de l'animal, contracté ou en extension, vivant ou fixé ; généralement la longueur du tube correspond à celle de l'animal, il est donc intéressant de récolter le tube en entier ;

— la *couleur* peut également varier dans une même population et en fonction de la localisation géographique ;

— la *forme et la longueur du lophophore*, caractères constants dans une même espèce, peuvent être considérées comme un des meilleurs critères de détermination ; le *nombre de tentacules*, lié à la configuration du lophophore, présente des variations importantes dans une même espèce ;

— l'*anatomie des néphridies* est constante dans chaque espèce ; les néphridies atteignent leur développement maximum lors de l'émission des produits sexuels ;

— le *nombre et le diamètre des fibres nerveuses géantes* ;

— les *formules musculaires*, établies sur les muscles longitudinaux, montrent que les variations dans une même espèce peuvent être importantes ;

— les *gonades*, ainsi que les *glandes sexuelles annexes*, ne sont pas forcément présentes dans les animaux récoltés ; elles ne peuvent donc intervenir comme caractères que si les individus possèdent des gonades en cours de développement, ou mûres ;

— d'*autres caractères* concernent principalement les mésentères et le système circulatoire chez *Ph. ovalis* et *Ph. muelleri*.

Les caractères taxonomiques énumérés ci-dessus ne sont pas classés par ordre d'importance, mais selon la suite logique de leur étude. Celle-ci se fait sur coupes histologiques, en commençant par le lophophore. Biotope, genre, longueur et couleur peuvent être appréciés lors du prélèvement et sur le vivant.

I. Biotopes

Les Phoronidiens se répartissent en trois groupes selon le substrat : — substrat dur (roches ou coquilles) : espèces perforantes ; — substrat meuble : espèces enfoncées verticalement ; — association avec des Cérianthes : cas particulier de *Phoronis australis*.

a. Substrat dur

1. *Phoronis ovalis* perfore principalement des coquilles mortes de Mollusques et de Gastéropodes, ainsi que les Balanes et les roches calcaires. Silen (1956) signale le seul

cas connu de la présence de cette espèce dans des coquilles de *Mytilus canalicus* vivant. Suivant les localités, *Ph. ovalis* s'étend depuis la zone intertidale jusqu'à 50 m environ de profondeur ; la faune présente est généralement formée de *Cliona* et de Polychètes. La densité de *Ph. ovalis* au cm² varie de 150 (Marcus, 1949), 47 (Theodor, 1964), 11 (Lonoy, 1954) à 7 environ (Brattström, 1943). Le tube de *Ph. ovalis* est parallèle à la surface des coquilles, pour devenir perpendiculaire dans sa partie antérieure afin de permettre l'épanouissement du lophophore. Ce tube translucide entoure tout l'animal en extension et présente souvent des ramifications.

2. *Phoronis hippocrepia* peut avoir deux formes, soit perforante, soit encroûtante. Selys-Longchamps (1907), bien qu'il considère les deux formes comme appartenant à une espèce, nomme la première *Ph. hippocrepia* et la seconde *Ph. kowalevskii*. Jusqu'à présent, seule la forme encroûtante était connue en mer Méditerranée ; aussi Cori (1939) a-t-il émis l'hypothèse qu'elle ne possède pas les constituants chimiques nécessaires pour la dissolution du calcaire. En réalité, il semble plus probable que l'hydrodynamisme, et peut-être la nature du substrat, font que cette espèce se présente sous l'une ou l'autre forme. Dans l'étang de Berre, nous avons découvert la forme encroûtante de *Ph. hippocrepia* (pl. I, fig. 1), recouvrant un pieu en bois, tandis que dans le Vieux-Port de Marseille, les deux formes sont représentées, la perforante étant dominante, encore que le plus souvent les tubes soient libres sur une longueur de 2 à 4 cm. Cette dernière observation a d'ailleurs été faite par plusieurs auteurs, le tube pouvant dépasser du substrat (Forneris, 1959 ; Gilchrist, 1907), ou ne pas dépasser.

Ph. hippocrepia perfore les roches, surtout calcaires (pl. 1, fig. 2), mais également des grès schisteux (Giard, 1878), des coquilles d'huîtres mortes, de bivalves comme *Martesia striata* (Forneris, 1959), des couches de *Lithothamnium polymorphum* (Silen, 1952). *Ph. hippocrepia* est le plus souvent entourée d'un peuplement à tendance sciaphile, en enclave de l'étage circalittoral dans l'étage infralittoral. Elle est présente, selon les localités, de la zone intertidale jusqu'à 48 m (*Ph. capensis*, de 27-45 m d'après Gilchrist, 1907 ; *Ph. gracilis*, de 45-48 m selon Selys-Longchamps, 1903). *Ph. hippocrepia* est souvent accompagnée de *Polydora ciliata* (Selys-Longchamps, 1907 ; Gilchrist, 1907), le premier auteur faisant remarquer par ailleurs que les deux espèces sont perforantes dans la Manche et encroûtantes dans le port de Naples.

Le tube de *Ph. hippocrepia* est très sinueux, de couleur brun-vert. Entièrement revêtu chez la forme encroûtante, il n'est recouvert de débris divers, sable ou vase, que dans la partie dépassant du substrat dans le cas d'une forme perforante. La densité de cette espèce peut atteindre 20 000 individus au m².

3. *Ph. ijimai* présente également les deux formes (Marsden, 1959) et vit dans des biotopes identiques (Emig, 1971).

b. **Substrat meuble**

1. *Phoronis psammophila* peut être définie comme une minuticole, d'après la définition de Picard (1965), c'est-à-dire qu'elle est présente à la fois dans des sédiments vaseux et sables fins, à l'exclusion des sables grossiers et des graviers. Elle vit depuis la zone intertidale jusqu'à une profondeur de 18 m environ, dans des sédiments allant des vases et des sables jusqu'aux sables fins coquilliers ou chargés de graviers, mais, dans ces derniers cas,

le sable remplissant les interstices reste fin. *Ph. psammophila* est également signalée dans des mattes mortes de Posidonies, des herbiers à *Zostera* ou *Cymodocea*, ainsi que dans des massifs de *Mercierella enigmatica* (Euzet et Poujol, 1963) et dans des massifs d'Hermelles. En mer Méditerranée, *Ph. psammophila* est présente dans deux biocœnoses : sables fins bien calibrés et sables vaseux en mode calme (Emig, 1968*b*, 1969*a*).

La densité de *Ph. psammophila* a pu être chiffrée grâce à l'emploi de l'aspirateur sous-marin automatique : elle varie de 12 000 à 17 000 individus au m² à la plage du Prado (Marseille) à 5 m de profondeur (Emig et Lienhart, 1968). Du grand nombre de stations prospectées, nous avons pu conclure que cette espèce présente une densité maximale dans les sables fins, tandis que, dans les vases, cette dernière n'atteint environ que 2 000 individus au m².

Ph. psammophila est enfoncée verticalement dans le sédiment ; son tube est rectiligne dans les sables fins et les vases (pl. II, fig. 3), mais dès que le sédiment se charge de graviers, coquilles, ou dans les mattes d'herbiers, les *Phoronis* doivent contourner ces obstacles pour s'enfoncer et leur tube devient sinueux (pl. II, fig. 4, 5). Quand le sédiment contient une forte fraction grossière, telle que les animaux ne peuvent plus l'éviter, ils l'utilisent dans la composition du tube (pl. II, fig. 6). Cori (1890) décrit les tubes de *Ph. psammophila*, entrelacés horizontalement, formant un gazon (« Rasen ») dont l'épaisseur peut atteindre de 5 à 8 cm. Selys-Longchamps (1907) signale la position verticale du tube, rectiligne ou sinueux selon la fraction grossière. Cet auteur a récolté *Ph. psammophila* dans la même localité que Cori ; le sédiment y contient une forte proportion de graviers et les animaux ont beaucoup de difficulté à s'enfoncer, leur tube est sinueux ; d'où la description de Cori, qui en réalité est erronée, mais que cet auteur (Cori, 1932) maintiendra malgré l'explication de Selys-Longchamps.

Les grains de sable formant le tube de *Ph. psammophila* ont des dimensions en fonction de la granulométrie du sédiment. Ainsi, dans les vases de l'étang de Berre, la dimension moyenne des grains du tube est de 1 μ, tandis que, dans les sables fins de ce même étang, elle varie entre 100 et 190 μ. Dans les vases sableuses de la calanque de Port-Miou, cette dimension est de 35 à 75 μ et dans les sables fins du golfe de Marseille de 75 à 100 μ.

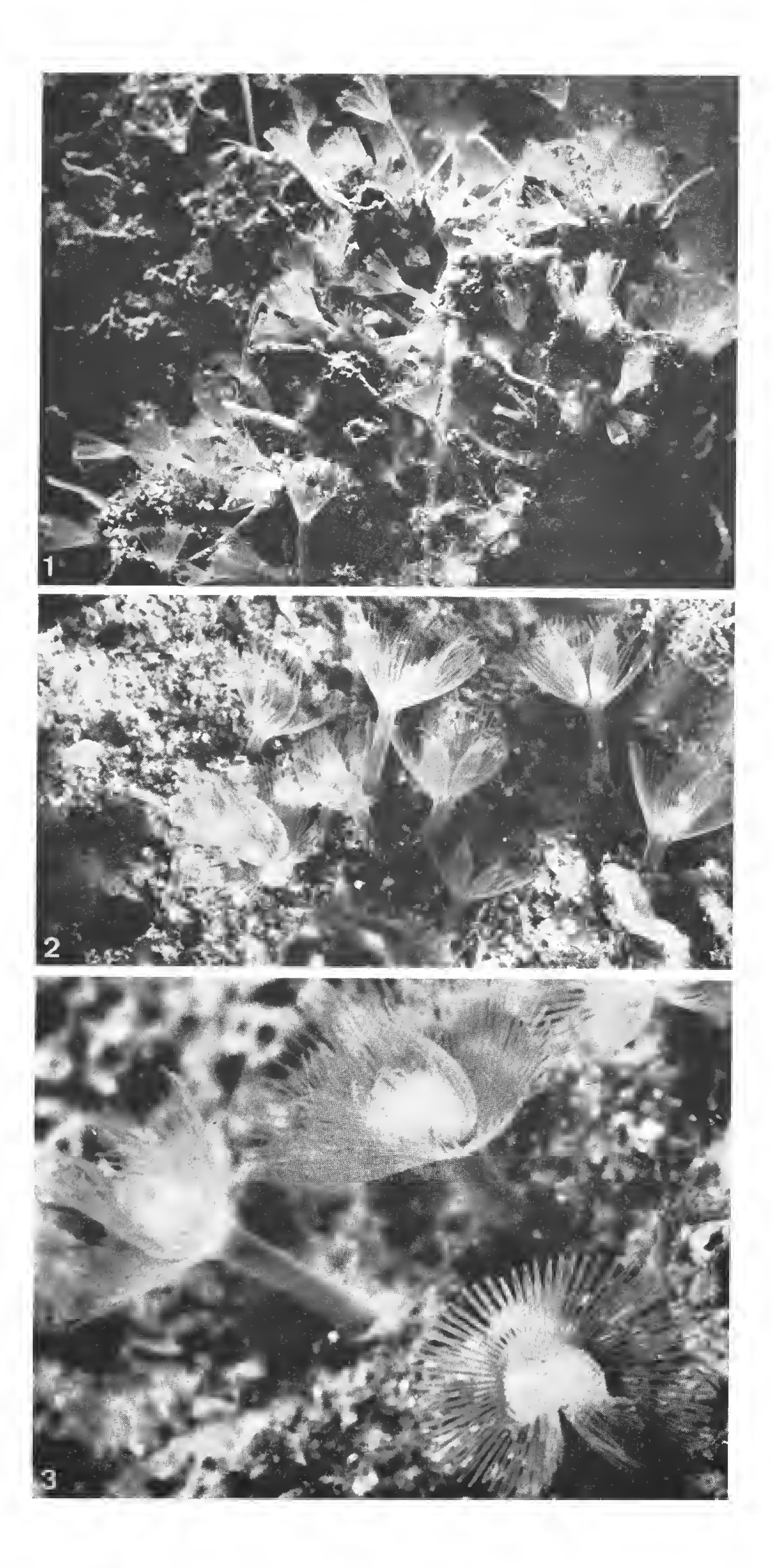
Fréquemment, la partie antérieure du tube est membraneuse, moins rigide que le reste du tube, ou bien le tube est absent sur 3 à 5 cm de la surface du sédiment ; ceci est imputable à l'hydrodynamisme qui perturbe le sédiment sur cette épaisseur lors du mauvais temps et la *Phoronis* est obligée de reconstruire cette partie de son tube.

Ph. architecta vit dans le même biotope que *Ph. psammophila* ; Marsden (1959) les distingue uniquement par le nombre de leurs muscles longitudinaux.

2. *Phoronis muelleri* préfère les sédiments vaseux ou sablo-vaseux, mais elle est également signalée dans des sables avec graviers et galets (Mamkaev, 1962) et dans des sables

PLANCHE I. — *Phoronis hippocrepia.*

Fig. 1. — Forme encroûtante (étang de Berre). On observe quelques individus dont le lophophore est en cours de régénération.
Fig. 2. — Forme perforante (Arcachon). Les tubes ne dépassent pas du substrat.
Fig. 3. — Lophophores en fer à cheval. Les embryons sont retenus en deux masses dans le lophophore (voir figure 2). Sur la *Phoronis* de droite, on distingue les capillaires sanguins des tentacules.


1
2
3

fins (île d'Oléron). La profondeur de récolte varie de 7 à 140 m environ. Dans le Gullmar Fiord (Suède), GUSTAFSON (1936) mentionne que la limite inférieure d'extension de *Ph. muelleri* est celle de la communauté à *Echinocardium-filiformis.* D'après VATOVA (1934), *Ph. muelleri* vit dans un faciès de la communauté à *Brissopsis-Chiajei* dans le canal de Leme (Yougoslavie). A Tuléar (Madagascar), GUÉRIN-ANCEY (1970) situe *Ph. muelleri* dans la biocœnose à *Ensiculus philippianus* et *Dosinia tumida.* En général, *Ph. muelleri* est présente dans des localités où se produit une décantation de matières organiques (EMIG et THOMASSIN, 1969). Sa densité, faible, peut atteindre 100 individus par m^2 : d'après GUSTAFSON (1936), de 1 à 10 pour 0,1 m^2 ; d'après BRUCE, COLMAN et JONES (1963), 63 par m^2.

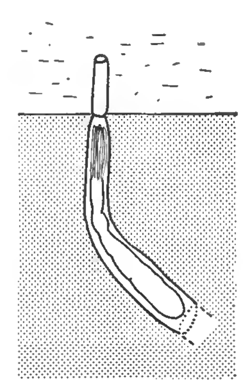


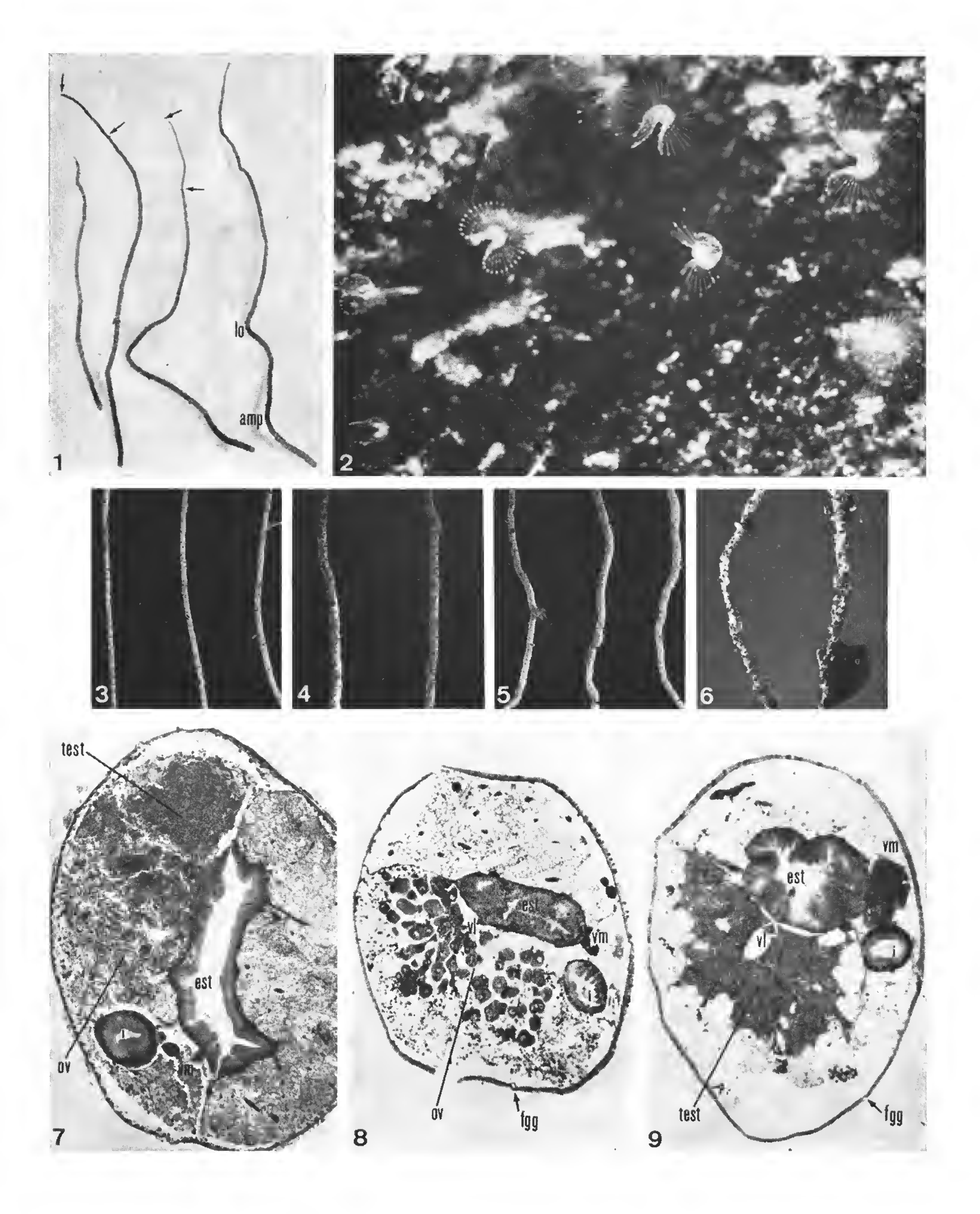
FIG. 13.
Coupe de la position naturelle de *Phoronis pallida* (d'après SILEN, 1952).

Les tubes de *Ph. muelleri* sont enfoncés verticalement dans le sédiment, isolés et recouverts de grains de sable dont les dimensions varient en fonction de la granulométrie du sédiment (EMIG, 1970). La partie antérieure du tube n'est pas incrustée de sable, mais de vase, sur une longueur de 0,2 à 2 cm (pl. II, fig. 1). D'après SILEN (1952), cette partie dépasse du sédiment, ce que je n'ai pas observé au cours de mes plongées dans les mêmes localités (EMIG, 1970), car les tubes étaient entièrement enfoncés dans le sédiment.

PLANCHE II

FIG. 1 : Tubes de *Phoronis muelleri.* La partie antérieure est dépourvue de grains de sable (marquée par des flèches). Les *Phoronis* se sont rétractées dans les tubes ; par transparence, on distingue le lophophore (*lo*) et l'ampoule (*amp*). En position naturelle, elles occupent tout le tube. — FIG. 2 : Lophophores en fer à cheval de *Phoronis psammophila.* Les grains pigmentaires blancs sont plus ou moins abondants selon les individus. — FIG. 3 : Tubes de *Phoronis psammophila* : sables fins de la plage du Prado (Marseille). — FIG. 4 : Tubes de *Phoronis psammophila* : sables fins, avec une fraction grossière peu importante, de la plage du Jaï (étang de Berre). — FIG. 5 : Tubes de *Phoronis psammophila* : sables vaseux, dans des mattes mortes de Posidonies, de la calanque de Port-Miou. — FIG. 6 : Tubes de *Phoronis psammophila* : sables, chargés d'une très forte fraction grossière, de la calanque de Samena (Mont-Rose, Marseille). — FIG. 7 : Gonades de *Phoronis australis* (hermaphrodite) (1 mm = 54 μ). — FIG. 8 : Individu femelle de *Phoronis psammophila* (1 mm = 28 μ). — FIG. 9 : Individu mâle de *Phoronis psammophila* (1 mm = 28 μ).

est : estomac ; *fgg* : fibre géante gauche ; *i* : intestin ; *ov* : ovaire ; *test* : testicule ; *vl* : vaisseau sanguin latéral ; *vm* : vaisseau sanguin médian.


1
lo
amp
2
3
4
5
6
test
est
ov
im
7
est
vl
vm
i
ov
fgg
8
vm
est
vl
i
test
fgg
9

3. *Phoronis pallida* n'a été découverte que dans trois localités, dont les fonds sont sableux et vaseux ; la profondeur maximale est de 12 m, tandis que la limite supérieure est d'un mètre environ. SILEN (1952) décrit le tube enfoncé verticalement, devenant oblique dans sa partie postérieure, tandis que la partie antérieure, membraneuse, dépasse du sédiment (fig. 13). Cet auteur mentionne que le tube est ouvert postérieurement, la longueur de l'animal étant supérieure à celle du tube. En réalité, il semble, d'après les indications de JONES (1961), que le tube ait la même longueur que l'animal et soit arrondi à la base.

L'étude faunistique a été faite par JONES (1961) à Point Richmond (Californie).

4. *Phoronopsis albomaculata*, découverte par GILCHRIST (1907) sur des grès, a été retrouvée à Tuléar (Madagascar) dans des graviers et sables grossiers bien classés, colmatés par une fraction fine (EMIG et THOMASSIN, 1969). La faune qui l'accompagne correspond à la biocœnose des « sables grossiers sous l'influence de courants de fond ». La profondeur varie de quelques mètres jusqu'à 27 m.

Le tube de *Php. albomaculata* est isolé, couvert de grains de sable et de fragments coquilliers. GILCHRIST (1907) décrit le tube fixé par une face au substrat rocheux et recourbé de telle façon que ses extrémités soient rapprochées. D'après nos observations en plongée, il semble que le tube soit enfoncé verticalement dans le sédiment ; d'ailleurs GILCHRIST (1919) signale un individu pénétrant dans le sédiment.

5. *Phoronopsis harmeri* vit dans un sédiment vaseux, sablo-vaseux, parfois avec graviers et galets, dans des sables fins ou grossiers. ZIMMER (1964) distingue, dans une localité, deux populations : l'une dans un sédiment de sables et graviers, l'autre, moins abondante et située plus profondément, dans un sable pur. En Californie, *Php. harmeri* est signalée dans des « intertidal flats », tandis qu'en Extrême-Orient MAMKAEV (1962) l'a récoltée de 23 à 89 m. Cette différence, selon cet auteur, peut être expliquée par le gel hivernal du littoral, qui rend impossible la vie de *Php. harmeri* dans les faibles profondeurs. Mc GINITIE et Mc GINITIE (1949) ont compté 281 individus « in an area 4 in. square », la densité de *Php. harmeri* pouvant être telle que le fond apparaît vert, couleur du lophophore. D'après JOHNSON (1967), la densité est de 1 200 individus par m^2.

Le tube est enfoncé verticalement dans le sédiment, la dimension des grains de sable dépendant de la granulométrie du fond. Lorsque *Php. harmeri* est localisée dans la zone intertidale, elle rentre dans son tube à marée basse (Mc GINITIE et Mc GINITIE, 1949). JOHNSON (1967) a pu constater que cette espèce peut survivre jusqu'à six semaines en milieu anaérobie.

6. *Phoronopsis californica*, décrite par HILTON (1930) dans un haut-fond vaseux, mentionnée par Mc GINITIE et Mc GINITIE (1949) dans des sédiments vaseux des estuaires de la Californie sud, a été récoltée à Nosy-Bé (Madagascar) dans un sable « roux » grossier à forte fraction organogène (EMIG et PLANTE, 1969). Ce fond correspond, pour la faune, à la biocœnose des « sables grossiers et fins graviers sous l'influence de courants de fond ». La profondeur maximale est de 17 m. Le tube est enfoncé verticalement dans le sédiment et recouvert de grains de sable.

7. *Phoronis buskii* n'a été décrite que par Mc INTOSH (1881, 1888). Le tube est composé de spicules d'éponges, de diatomées, de fragments de silex ou par une accumulation de gros grains de sable ; il est enfoncé verticalement dans un sédiment sableux, à une profondeur de 18 à 37 m.

8. *Phoronis bhadurii*, d'après Ganguly et Majumdar (1967), vit dans un sédiment sablo-vaseux de la zone intertidale ; son tube est composé de grains de sable.

c. **Association avec les Cérianthes**

Phoronis australis représente un cas unique chez les Phoronidiens, car elle vit en association avec des Cérianthes. Son tube, d'après Haswell (1885), consolide celui du Cérianthe, qui « is partly manufactured by the *Phoronis* ». Haswell (1885) pense d'ailleurs que la croissance des *Phoronis* et du Cérianthe se fait simultanément. Dans des exemplaires de *Ph. australis* récoltés récemment à Madagascar, j'ai pu observer que les *Phoronis* ne sont situées que dans la partie muqueuse externe du tube et ne participent pas au tube proprement dit du Cérianthe. Nous avons également découvert de jeunes *Phoronis* dans un tube déjà épais de Cérianthe ; ceci ne confirme donc pas l'hypothèse d'Haswell.

La répartition bathymétrique s'étend depuis la zone inférieure de la zone intertidale jusqu'à une profondeur de 30 m. Le fond est généralement vaseux dans des eaux chargées d'une teneur importante en fraction fine. Dans une des stations de Tuléar (Madagascar), *Phoronis australis* a été récoltée dans un herbier.

Cori (1939) mentionne que *Ph. australis*, dans les Philippines, est également enfoncée dans un sédiment sableux (?).

En conclusion, nous résumons dans le tableau I la répartition bathymétrique et la nature du substrat des différentes espèces.

Tableau I. — Substrat et bathymétrie des Phoronidiens.

	Espèces	Substrats	Bathymétrie
A	*Ph. ovalis*	roches-coquilles	ZI——50 m
	Ph. hippocrepia	roches-coquilles	ZI——48 m
	Ph. ijimai	roches-coquilles	ZI–8 m
B	*Ph. psammophila*	vase-sables-herbiers	ZI—18 m
	Ph. muelleri	vase-sables	7 m——140 m
	Ph. pallida	vase-sables	1 m—12 m
	Php. albomaculata ...	sables grossiers	——27 m
	Php. harmeri	vase-sables-sables grossiers	ZI——89 m
	Php. californica	vase-sables grossiers	—17 m
	Ph. buskii	sables	18 m—37 m
C	*Ph. australis*	tubes de Cérianthes	ZI——30 m

A : espèces perforantes dans des substrats durs ; B : espèces vivant dans des sédiments meubles ; C : espèce en association avec des Cérianthes.

Remarquons que les Phoronidiens remontent rarement dans la zone intertidale (ZI) découvrant à marée basse ; ils sont généralement recouverts d'une faible couche d'eau.

Les connaissances biocœnotiques des différentes espèces de Phoronidiens sont encore très fragmentaires. Car la plupart des auteurs, s'ils ont étudié l'anatomie des Phoronidiens, ne se sont guère préoccupés de la faune environnante. Cette lacune devrait être comblée, du moins je l'espère, dans un proche avenir grâce au développement des recherches bionomiques. Bien que considérés comme une classe mineure, les Phoronidiens ont une importance que l'on aurait tort de négliger, principalement par leur forte densité au m^2 et leurs interrelations avec la faune. Leur importance d'ailleurs ne sera mise en valeur qu'avec l'emploi de nouveaux moyens de récolte.

Les Phoronidiens sont des espèces eurythermes et euryhalines, pouvant subir des variations de température de 2° à 30° en général et de salinité de 10 à 39 $^{0}/_{00}$. Des expériences en aquarium (Emig, 1966) ont montré que des changements brutaux de ces deux facteurs ne sont pas mortels pour *Phoronis psammophila* (température de 25° à 0° ; salinité de 38 $^{0}/_{00}$ à 10 $^{0}/_{00}$). Dans l'étang de Berre, nous avons observé des variations annuelles semblables. Néanmoins, l'extension des Phoronidiens dans les faibles profondeurs semble être limitée, d'après plusieurs auteurs, par des températures ou trop élevées ou trop basses ; ce serait par exemple le cas de *Ph. muelleri* (Gustafson, 1936), *Phoronopsis albomaculata* (Emig et Thomassin, 1969), *Php. harmeri* (Mamkaev, 1962).

Le facteur hydrodynamisme joue un rôle déterminant dans la biologie des Phoronidiens. La majorité des espèces vivent dans des biotopes soumis à des courants, plus ou moins forts, dont dépend la nourriture. De récentes expériences en aquarium nous ont montré que l'animal oriente son lophophore en fonction du courant, même très lent, et que, si ce dernier change d'orientation, le lophophore subit une rotation équivalente (Emig et Becherini, 1970). Mais ce facteur est également limitant, si son action est trop violente. Dans une localité soumise à un hydrodynamisme violent, par grand vent, *Phoronis psammophila* ne remonte jamais au-dessus de 4 m, tandis que, dans une zone abritée, on peut la récolter à 1 m. *Ph. hippocrepia* et *Ph. ijimai* se présentent sous une forme perforante ou encroûtante selon l'intensité du facteur hydrodynamisme. Le rôle de ce dernier est directement lié à l'éthologie alimentaire des Phoronidiens qui sont des filtreurs.

II. Présence ou absence de l'invagination

La classe des Phoronida se subdivise en deux genres, se distinguant par l'absence (genre *Phoronis* Wright, 1856) ou la présence (genre *Phoronopsis* Gilchrist, 1907) d'une invagination épidermique à la base du lophophore, au niveau du nerf circulaire. L'importance de cette invagination est variable selon les espèces : chez *Php. albomaculata*, elle est peu profonde (environ 0,1 mm), parfois apparente sur la seule face anale ; elle est bien marquée chez *Php. harmeri* (fig. 17) ; *Php. californica* possède une invagination profonde (1 mm environ), masquant fréquemment la base de la première rangée de tentacules (fig. 19 ; pl. III, fig. 8).

La validité des deux genres a été remise en question par certains auteurs. Mais nous maintiendrons les deux genres. Le genre *Phoronopsis* peut être distingué en outre par des caractères qui sont communs aux trois espèces de ce genre : l'anatomie des néphridies, la présence d'une seule fibre nerveuse géante (la deuxième étant atrophiée), probablement la dioïcité des gonades et un nombre important de muscles longitudinaux. Mamkaev (1962)

considère l'invagination sous le lophophore comme une évolution importante des Phoronidiens, analogue à l'enfoncement de l'appareil ectoneural des Entéropneustes.

III. Longueurs

Dans leur milieu naturel, les Phoronidiens sont en extension et occupent ainsi toute la longueur de leur tube, ce qu'avait déjà remarqué Selys-Longchamps (1907). Mais au cours de la récolte et de la fixation, ils se contractent au fond du tube, leur longueur n'ayant plus qu'un tiers à un cinquième de celle en extension normale (pl. II, fig. 1). Il est donc

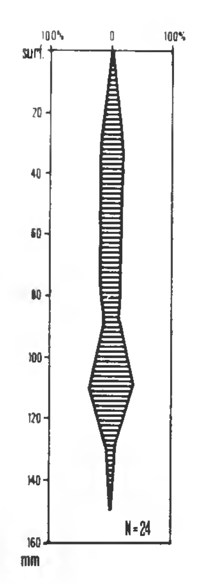


Fig. 14. — Distribution verticale de *Phoronis pallida* (d'après Jones, 1961).

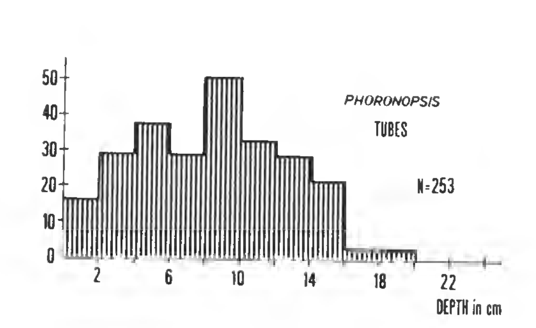


Fig. 15. — Distribution verticale de *Phoronopsis harmeri* (d'après Johnson, 1967).

possible de connaître la longueur des animaux, si leur tube est récolté en entier. La plupart des auteurs ont mesuré des animaux ou contractés ou fixés, mais certains mentionnent également les longueurs du tube. Le diamètre du métasome varie selon la région ; nous l'avons mesuré sous le lophophore et au niveau de l'ampoule (tableau II). Le diamètre est toujours supérieur chez des animaux fixés.

1° La région musculaire de *Phoronis ovalis* ne représente, selon les auteurs, que 20 à 65 % de la longueur du corps, l'ampoule très développée formant le reste ; cette région peut se rétracter dans l'ampoule, ce qui est une des caractéristiques de cette espèce. Chez certains individus, l'ampoule possède des expansions épidermiques (Marcus, 1949 ; Lonoy, 1954) que nous avons également observées chez certains exemplaires.

2° Perforant la roche, *Ph. hippocrepia* possède un tube très sinueux, d'où la difficulté d'extraire l'animal en entier et de connaître sa longueur réelle.

3° Mc Intosh (1888) ne mentionne qu'une seule mesure de *Ph. buskii*, probablement effectuée sur un animal fixé.

Tableau II. — Longueurs et colorations des Phoronidiens.

	Longueur (en mm)	Diamètre (en mm)	Colorations lophophore	Colorations corps	
Ph. ovalis..........	jusqu'à 15	0,25 — 0,35	transparent, parfois brun dans le lophophore ou tout le corps		(1)
Ph. hippocrepia.....	jusqu'à 100	0,2 — 1,5	gris verdâtre, jaunâtre ou rose chair		(2)
Ph. ijimai	30 — 100	0,5 — 2	transparent, parfois pigmentation blanche	transparent à rose	
Ph. bhadurii	58 — 94	2	?	?	
Ph. buskii	52 ou plus	—	pourpre foncé à noir	pourpre foncé à noir, surtout partie antérieure du corps	(3)
Ph. australis	50 — 200	2 — 5	pourpre foncé, noir, ou transparent	pourpre foncé, noir dans la partie antérieure ; ou rose-jaune (*a*)	
Ph. psammophila ...	60 — 190	0,5 — 2	transparent avec pigmentation blanche : — en grains dans les tentacules ; — en forme de cercle à la base du lophophore (*b*)	rose à rouge-jaunâtre (*a*)	
Ph. muelleri	50 — 120	0,2 — 1	pigmentation en grains jaunâtre à rouge	chair, jaunâtre à orange foncé (*a*)	
Ph. pallida.........	20 — 140	0,3 — 1	rose-jaune		(4)
Php. albomaculata ..	80 — 150	0,5 — 2	transparent avec pigmentation blanche : — en grains dans les tentacules ; — en forme de cercle à la base du lophophore	légèrement jaune	
Php. harmeri	40 — 220	0,6 — 4	vert pâle avec taches pigmentaires blanches	vert pâle	(5)
Php. californica	220 — 450 ou plus	2,5 — 4 ou plus	orange, rouge, de couleur plus vive que celle du corps	orange à marron foncé	(6)

(1) à (6) : voir remarques dans le texte. (*a*) coloration due à la circulation sanguine ; (*b*) lophophore pouvant avoir une coloration rose, jaune, rouge vif, verte, qui disparaît après un séjour en aquarium (Emig, 1966) ; ces diverses colorations sont représentées par Selys-Longchamps (1907). Il semble également que la pigmentation blanche, inexistante dans le lophophore régénéré, s'accroît avec le temps (pl. II, fig. 2).

4º La distribution verticale de *Ph. pallida* a été étudiée par Jones (1961) à Point Richmond (Californie). Le pourcentage des individus, en fonction de la profondeur de sédiment, est : 65 % de 20 à 100 mm ; 35 % de 100 à 120 mm ; un individu de 120 à 140 mm (fig. 14). Ceci nous laisse supposer que la longueur maximale de cette espèce est de 140 mm, si les tubes sont verticaux. Sur des exemplaires fixés, la région musculaire est égale à environ deux fois la longueur de l'ampoule (Silen, 1952).

5º A Tomales Bay (Californie), Johnson (1967) fournit des mesures de la distribution verticale des tubes de *Phoronopsis harmeri*. Dans le tableau ci-dessous, nous reprenons les résultats publiés par Johnson (1967) dans deux stations :

			Profondeur du sédiment en cm		
	Nombre d'individus	20 %	50 %	80 %	maximum
White Gulch, été 1963	108	4	7	12	18
White Gulch, hiver 1964	89	4	6	10	20
Lawsons Flat, été 1963	145	4	9	12	17
Lawsons Flat, hiver 1964	361	3	5	7	13

Le tube de *Php. harmeri* varie de 35 à 200 mm (fig. 15), tandis que la longueur maximale de l'animal est de 220 mm. Dans cette même localité, la plus grande longueur mesurée sur des exemplaires fixés était de 180 mm (Emig, 1967*b*).

6º *Phoronopsis californica* est la plus grande des espèces connues ; sa longueur dépasse 450 mm. Les longueurs des tubes vont de 220 à 250 mm d'après Hilton (1930), à 300 mm et plus selon Mc Ginitie et Mc Ginitie (1949). Les exemplaires que nous avons étudiés ont été estimés d'une longueur supérieure à 450 mm (Emig et Plante, 1969), mais en raison de la rétraction très rapide de l'animal et de sa grande longueur, nous n'avons pu prélever en entier ni le tube ni l'animal.

IV. Colorations

Les colorations des espèces ont été reportées sur le tableau II. La couleur peut varier selon les localités géographiques et parfois au sein d'une même population. Nous n'accorderons pas une grande importance taxonomique à ce facteur.

V. Lophophore et tentacules

Suivant la forme de la couronne tentaculaire, nous pouvons subdiviser les espèces de Phoronidiens en six types (tableau III), dont la complexité croît du type A jusqu'à F, en même temps que le nombre de tentacules augmente. L'accroissement des tentacules correspond à une augmentation de la longueur linéaire du lophophore, permettant l'insertion d'un plus grand nombre de tentacules. La zone d'accroissement est située dans la concavité lophophorienne, au niveau des tentacules postbuccaux (fig. 5 ; tableau III, a). *Phoronis muelleri*, du fait de sa symétrie bilatérale, possède probablement deux zones d'accroissement (Selys-Longchamps, 1907), mais cela n'a pas été vérifié.

Les tentacules sont soudés à leur base, sur une longueur plus ou moins importante ; c'est généralement à ce niveau que se détermine le plus facilement la forme du lophophore et son nombre de tentacules.

A. Le lophophore de *Phoronis ovalis* est de forme ovale, les pointes étant parfois légèrement incurvées (pl. III, fig. 1) ; le nombre de tentacules est faible. Il s'agit du type le plus simple. Mais il présente la particularité de pouvoir se rétracter dans le corps, comme l'ont observé la plupart des auteurs ayant étudié cette espèce. D'après Silen (1955), le lophophore autotomisé régénère un nouvel individu ; ce cas est unique chez les Phoronidiens, car chez *Ph. psammophila* et *Ph. hippocrepia* le lophophore séparé dégénère après quelques jours.

B. La forme du lophophore de *Ph. muelleri* (pl. III, fig. 2) est semblable à celle du type C, mais elle se distingue par une symétrie bilatérale de la longueur des tentacules, que Selys-Longchamps (1907) décrit ainsi : « les tentacules prébuccaux vont en diminuant régulièrement de longueur dans le plan médian et ce, jusqu'à devenir aussi courts que les tentacules postbuccaux » (fig. 16). Les tentacules prébuccaux sont deux à trois fois plus courts que les tentacules latéraux, respectivement 0,3 et 1,2 mm (Mamkaev, 1962).

C. Ce type est commun à quatre espèces : *Phoronis psammophila* (pl. II, fig. 2 ; pl. III, fig. 4), *Ph. pallida*, *Phoronopsis albomaculata* (pl. III, fig. 3), *Phoronis hippocrepia* (pl. I ; pl. III, fig. 5) et *Ph. ijimai* (fig. 12 ; pl. VIII, fig. 5). Il se caractérise par un lophophore en forme de fer à cheval, un nombre de tentacules variant généralement de 50 à 150. La longueur du lophophore est de 1,5 à 3 mm environ. *Ph. hippocrepia* et *Ph. ijimai* se distinguent néanmoins des autres espèces par un lophophore généralement plus incurvé vers la concavité lophophorale (pl. III, fig. 5 ; pl. VIII, fig. 5).

D. *Phoronopsis harmeri* possède un lophophore dont les pointes sont enroulées en spirale (pl. III, fig. 6) ; le nombre de tours varie de 1,5 à 2. Le nombre de tentacules atteint 400 et leurs longueur 5 mm (fig. 17).

E. Par rapport au type précédent, l'enroulement en spirale du lophophore de *Phoronis australis* et de *Ph. buskii* est nettement plus prononcé, variant de 2,5 à 3,5 tours (fig. 5 ; pl. III, fig. 7).

PLANCHE III

Fig. 1-9. — Lophophores.

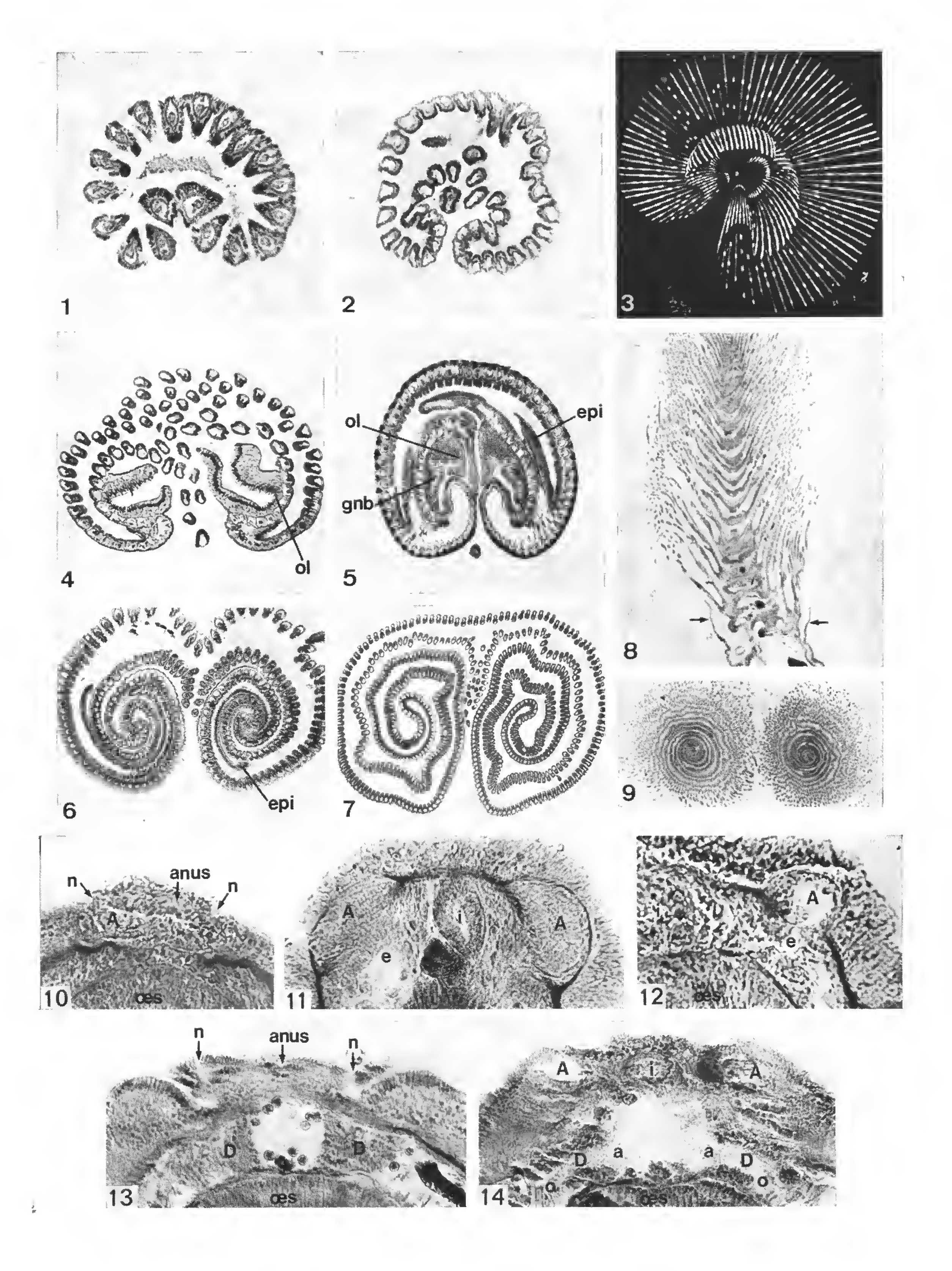
Fig. 1 : *Phoronis ovalis*. Coupe transversale (1 mm = 13 µ). — Fig. 2 : *Phoronis muelleri*. Coupe transversale (1 mm = 9,1 µ). — Fig. 3 : *Phoronopsis albomaculata*. D'après Gilchrist (1907). — Fig. 4 : *Phoronis psammophila*. Coupe transversale du lophophore d'un individu mâle avec les organes lophophoriens (*ol*) (1 mm = 18 µ). — Fig. 5 : *Phoronis hippocrepia*. Coupe transversale au niveau des organes lophophoriens (*ol*) et des glandes nidamentaires basales (*gnb*) ; *epi* : épistome (1 mm = 16 µ). — Fig. 6 : *Phoronopsis harmeri*. Coupe transversale ; *epi* : épistome (1 mm = 47 µ). — Fig. 7 : *Phoronis australis*. Coupe transversale (1 mm = 52 µ). — Fig. 8 : *Phoronopsis californica*. Coupe longitudinale ; on observe l'enroulement hélicoïdal ; les tentacules sont nettement plus courts que le lophophore. Les flèches montrent l'importance de l'invagination sous le lophophore (1 cm = 1,1 mm). — Fig. 9 : *Phoronopsis californica*. Coupe transversale au niveau du tiers antérieur (1 cm = 1,4 mm).

Fig. 10-12. — Néphridies de *Phoronis ovalis* (groupe 1).

Fig. 10 : Coupe transversale de la papille anale. *A* : branche ascendante ; *n* : néphridiopore ; *œs* : œsophage (1 mm = 2,4 µ). — Fig. 11 : Coupe transversale des néphridies près des entonnoirs (*e*). *A* : branche ascendante ; *i* : intestin (1 mm = 2,2 µ). — Fig. 12 : Coupe transversale de la branche ascendante (*A*) de la néphridie gauche au niveau de l'ouverture de l'entonnoir (*e*). *i* : intestin ; *œs* : œsophage (1 mm = 1,8 µ).

Fig. 13-14. — Néphridies de *Phoronis pallida* (groupe 4).

Fig. 13 : Coupe transversale de la papille anale au niveau des néphridiopores (*n*). On observe le début de la branche descendante (*D*). *œs* : œsophage (1 mm = 3,6 mm). — Fig. 14 : Coupe transversale au niveau des entonnoirs. *A* : branche ascendante ; *a* : entonnoir anal ; *D* branche descendante ; *i* : intestin ; *o* : entonnoir oral ; *œs* : œsophage (1 mm = 3,6 µ).



1
2
3
ol
epi
gnb
ol
4
5
8
epi
6
7
9
n
anus
n
A
oes
10
A
i
A
e
11
A
e
oes
12
n
anus
n
D
D
oes
13
A
i
A
D
a
a
D
o
o
oes
14

Tableau III. — Classification des espèces de Phoronidiens en fonction du lophophore.

	Types	Espèces	Forme du lophophore	Nombre de tentacules	Longueur (en mm)
	A	*Ph. ovalis*	forme ovale	15 — 28	0,3 à 1,2
	B	*Ph. muelleri*	en fer à cheval avec les pointes légèrement incurvées vers la cavité lophophorale ; tentacules prébuccaux diminuant de longueur dans le plan médian jusqu'à devenir aussi courts que les postbuccaux	40 — 98	1 environ
	C	*Ph. psammophila*..	en fer à cheval avec les pointes plus ou moins incurvées vers la cavité lophophorale	60 — 130	1,5 à 2,5
		Ph. pallida........		50 — 140	2,5
		Ph. hippocrepia....		50 — 150	2 à 3
		Php. albomaculata.		96 — 126	2 à 3
		Ph. ijimai		72 — 226	2 à 5
	D	*Php. harmeri*......	enroulement en spirale (1,5 à 2 tours)	100 — 400	2 à 5
	E	*Ph. australis*......	enroulement en spirale (2,5 à 3,5 tours)	600 — 1 000	5 à 16
		Ph. buskii........		environ 1 000	6 à 7
		Ph. bhadurii		1 400	6,5 à 8
	F	*Php. californica*...	enroulement hélicoïdal (4 à plus de 5 tours)	plus de 1 500	tentacules : 2 à 2,5 lophophore : 5 à 7

Le nombre de tentacules est également plus élevé : de 600 à 1 000 environ chez *Ph. australis*. Chez *Ph. buskii*, la seule indication sur leur nombre est fournie par la figure 59 de Mastermann (1900), sur laquelle j'ai dénombré environ 1 000 tentacules. Les tentacules de ces deux espèces sont soudés sur environ 1/3 de leur longueur (fig. 18). Cette longueur varie d'ailleurs de 5 à 16 mm, selon les auteurs (Emig et Marche-Marchad, 1969).

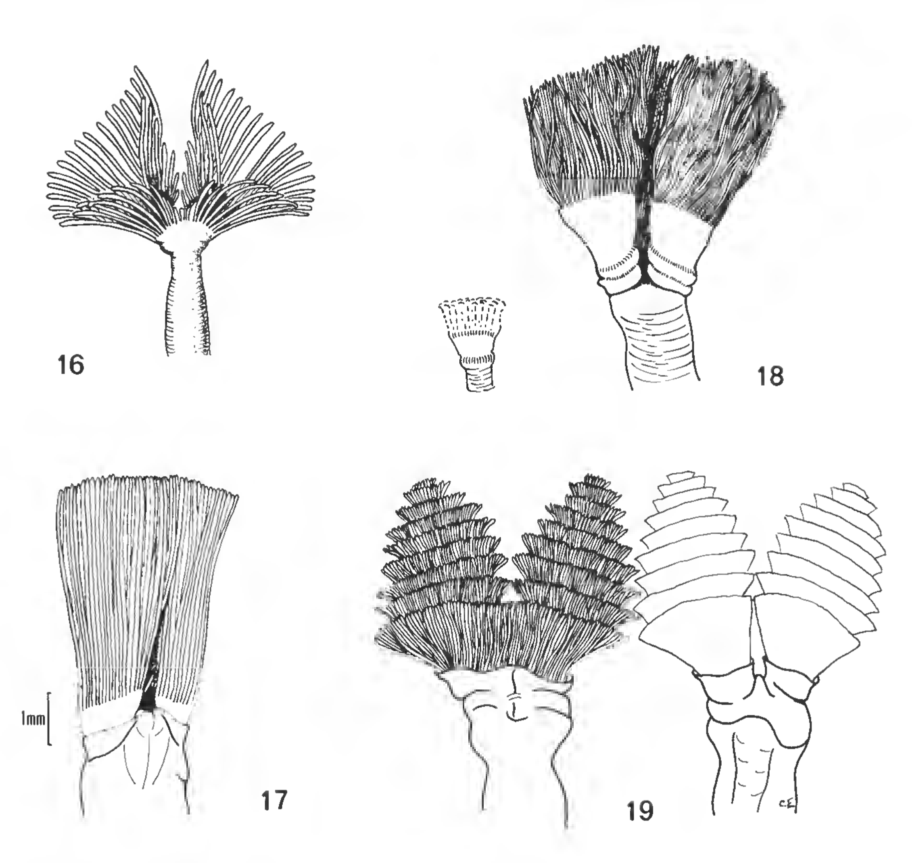


Fig. 16. — Lophophore de *Phoronis muelleri*, vue dorsale (d'après Cori, 1930).
Fig. 17. — Lophophore de *Phoronopsis harmeri*, face anale.
Fig. 18. — Lophophore de *Phoronis australis*, faces anale et dorsale (d'après Emig et Marche-Marchad, 1969).
Fig. 19. — Lophophore de *Phoronopsis californica* (d'après Emig et Plante, 1969).

F. Le lophophore de *Phoronopsis californica* représente le type le plus complexe. Son enroulement est hélicoïdal (fig. 19 ; pl. III, fig. 8), la longueur du lophophore étant supérieure à la longueur des tentacules : respectivement 5-7 mm et 2 à 2,5 mm. Hilton (1930) mentionne des tentacules d'une longueur de 5,5 mm, celle-ci correspond au lophophore. Cette disposition ne permet que d'évaluer difficilement le nombre de spirales, probablement plus de 5 tours. Il en est de même pour le nombre de tentacules ; sur une coupe transversale du lophophore ne figure jamais la totalité des tentacules (pl. III, fig. 9). Nous avons estimé leur nombre à plus de 1 500, alors que Hilton n'en a signalé que 500 environ. Cet auteur ne semble d'ailleurs pas avoir remarqué la disposition caractéristique du lophophore de *Php. californica*.

Le lophophore d'un individu jeune ou celui en cours de régénération peut conduire à une interprétation erronée de la forme du lophophore et du nombre de tentacules. Le lophophore n'a pas encore atteint sa forme définitive, principalement pour les types D, E ou F. Le nombre de tentacules est généralement peu élevé. Pour certaines espèces, même si l'échantillonnage est important, les individus peuvent être tous de la même génération. Ce cas a été observé chez *Phoronis australis*, dont seulement des jeunes individus ont été récoltés dans un tube de *Cerianthus* à Nosy-Bé (Madagascar), ainsi que chez *Ph. hippocrepia* : parmi les individus récoltés en décembre 1968 dans le Vieux-Port de Marseille, les jeunes représentaient pratiquement toute la population. L'absence de lophophore par suite de l'autotomie empêche toute détermination.

En conclusion, si l'on exclut les erreurs possibles, dont les causes ont été signalées ci-dessus, le lophophore (forme, longueur, nombre de tentacules) peut être considéré comme un des meilleurs critères de détermination, même si dans certains cas on n'aboutit pas à l'espèce.

VI. Néphridies

Les néphridies de chaque espèce possèdent des caractères spécifiques tels que leur étude est suffisante pour déterminer l'espèce. Mais avant d'aborder leur description et classification, il nous faut prendre en considération leur évolution et leur développement.

A. Évolution anatomique des néphridies

L'observation des néphridies a été faite chez deux espèces, *Phoronis psammophila* et *Ph. hippocrepia*, ainsi que récemment chez *Ph. australis*. Nous avons constaté que sur les individus récoltés en hiver les néphridies étaient moins caractéristiques que chez des individus récoltés en été dans les mêmes localités. Cette différence porte principalement sur

---

PLANCHE IV. — Néphridies du groupe 2 (coupes transversales).

Fig. 1-6. — *Phoronis psammophila*.

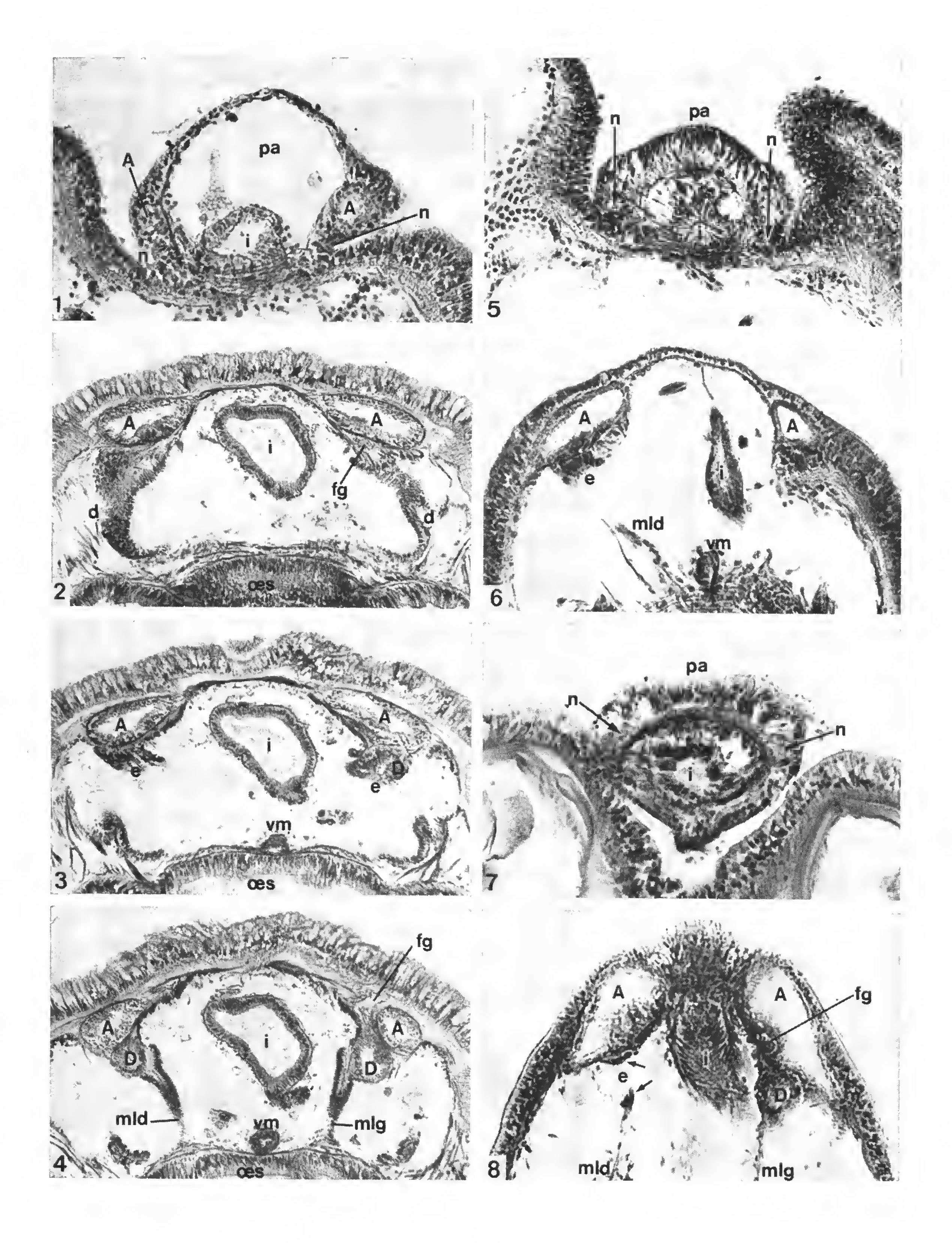
1. Coupe de la papille anale (*pa*) d'un adulte. Les néphridiopores (*n*) s'ouvrent sous l'anus (1 mm = 3 μ). — 2. Coupe au-dessus des entonnoirs. Les bourrelets de tissu néphridien se prolongent le long du diaphragme (*d*) (1 mm = 6 μ). — 3. Coupe au niveau des entonnoirs (*e*), les bourrelets sont encore présents contre le diaphragme, près de l'œsophage (1 mm = 6 μ). — 4. Coupe passant sous les entonnoirs. Les mésentères latéraux ont apparu et sont entourés de bourrelets, mais ces derniers ne sont pas en continuité avec les bourrelets des figures 2 et 3 (1 mm = 6 μ). — 5. Coupe de la papille anale d'un individu jeune, au niveau des néphridiopores (*n*). La papille est moins développée que celle d'un adulte (voir fig. 1) (1 mm = 3 μ). — 6. Coupe oblique des néphridies ; on observe l'apparition du mésentère latéral droit (*mld*) sous l'entonnoir (*e*) de la néphridie droite (1 mm = 5,2 μ).

Les figures 2 à 4 représentent des coupes sériées d'un individu adulte à gonades mûres.

Fig. 7-8. — *Phoronis muelleri*.

7. Coupe de la papille anale. Chez cet exemplaire, les néphridiopores (*n*) s'ouvrent légèrement sous l'anus (1 mm = 3 μ). — 8. Coupe oblique des néphridies. Sur la néphridie droite, le tissu de l'entonnoir remonte le long de l'ouverture du mésentère latéral droit et le long de la branche ascendante (flèches) (1 mm = 2,3 μ).

A : branche ascendante ; *D* : branche descendante ; *d* : diaphragme ; *e* : entonnoir ; *fg* : fibre géante gauche ; *i* : intestin ; *mld* : mésentère latéral droit ; *mlg* : mésentère latéral gauche ; *n* : néphridiopore ; *œs* : œsophage ; *pa* : papille anale ; *vm* : vaisseau sanguin médian.


1
pa
A
A
n
i
n
5
n
pa
n
2
A
A
i
fg
d
d
œs
6
A
A
e
i
mld
vm
3
A
A
i
e
e
D
vm
œs
7
pa
n
n
i
4
fg
A
A
i
D
D
mld
vm
mlg
œs
8
A
A
fg
e
i
D
mld
mlg

l'épaisseur de l'épithélium et sur le développement des entonnoirs. Grâce à des prélèvements échelonnés sur une année, nous avons observé que les néphridies se développent généralement en même temps que les gonades.

Phoronis psammophila

En hiver, l'entonnoir des néphridies n'est entouré d'aucun bourrelet ; il est simplement arrondi et cilié (pl. IV, fig. 6). A la fin du printemps et pendant l'été, des bourrelets prolongent cet entonnoir. Au-dessus de ce dernier, ils s'étalent le long du diaphragme, principalement vers les cœlomes oraux (pl. IV, fig. 2, 3), tandis qu'en dessous ils recouvrent l'ouverture du mésentère (pl. IV, fig. 4). Ces bourrelets ont ensemble une forme d'entonnoir évasé au fond duquel est situé l'entonnoir néphridien. Mais ceux placés au-dessus et en dessous ne sont pas en continuité ; ils restent bien distincts, comme le montrent les coupes sériées de la planche IV (fig. 2, 3, 4). Selys-Longchamps (1907) a déjà remarqué ces bourrelets qui peuvent se prolonger jusque dans le cœlome lophophoral (pl. IV, fig. 2). Ces bourrelets, fortement ciliés, doivent avoir comme rôle de faciliter l'évacuation des produits sexuels par l'entonnoir néphridien dans le milieu extérieur.

Lorsque ces bourrelets sont bien développés, une étude trop rapide peut conduire à la description, chez *Ph. psammophila,* de néphridies non du type à un entonnoir, mais à deux entonnoirs. Cette erreur d'interprétation a été commise probablement par Marsden (1959). Chez *Ph. architecta,* Brooks et Cowles (1905) décrivent également des néphridies à deux entonnoirs, tandis que leurs figures 12 à 14, planche 4, représentent des néphridies du type à un seul entonnoir, avec des bourrelets bien développés, comme chez Andrews (1890). Tous ces auteurs ont décrit des individus avec des gonades mûres. Les néphridies de *Ph. psammophila* (et *Ph. architecta*) sont indiscutablement du type à un seul entonnoir. Selys-Longchamps (1907) a déjà mis en doute les descriptions des deux derniers auteurs d'après ses propres observations qui concluent à la présence d'un seul entonnoir chez ces deux espèces.

En même temps que les bourrelets se développent, la papille anale s'agrandit (pl. IV, fig. 1, 5).

Phoronis hippocrepia

En hiver l'épithélium des néphridies est mince ; l'entonnoir oral (cette espèce possède des néphridies du type à deux entonnoirs) souvent peu développé est fréquemment absent ou peu visible (pl. V, fig. 2, 3), tandis que l'entonnoir anal a une petite ouverture (pl. V, fig. 2). A la fin du printemps, l'épithélium s'épaissit ; les deux entonnoirs se forment nettement ; leur épithélium devient fortement cilié et déborde autour des entonnoirs, surtout l'entonnoir anal (pl. V, fig. 4, 7). La papille néphridiale s'agrandit également (pl. V, fig. 1, 5). Le développement des néphridies est maximum lorsque les gonades sont mûres. L'étude des néphridies de *Ph. gracilis,* faite sur des individus jeunes, a conduit Selys-Longchamps (1903) à décrire celles-ci du type à un seul entonnoir et à utiliser ce caractère pour distinguer *Ph. gracilis* de *Ph. hippocrepia,* alors que selon toute vraisemblance ces deux espèces sont synonymes.

Des évolutions semblables ont également été observées chez d'autres espèces. Chez *Ph. australis*, dont les néphridies sont proches de celles de *Ph. hippocrepia*, les jeunes individus ont des entonnoirs moins développés, un épithélium plus mince, des papilles néphridiales moins grandes. Chez *Ph. ovalis*, des bourrelets se développent au-dessus et en dessous de l'entonnoir (Emig, 1969*c*) ; ils peuvent se prolonger longuement vers la base du corps (fig. 20), comme le décrit Marcus (1949). Les entonnoirs des néphridies de *Ph. muelleri*, du type à un entonnoir, sont prolongés vers le haut et sur l'ouverture inférieure du mésentère par des bourrelets (fig. 21*a*), lorsque les gonades sont présentes (Emig, 1969*b*). Silen (1952) décrit l'entonnoir néphridien formé par deux lèvres, l'une orale, l'autre anale, mais il précise qu'il ne s'agit que d'une variation d'un seul et même type.

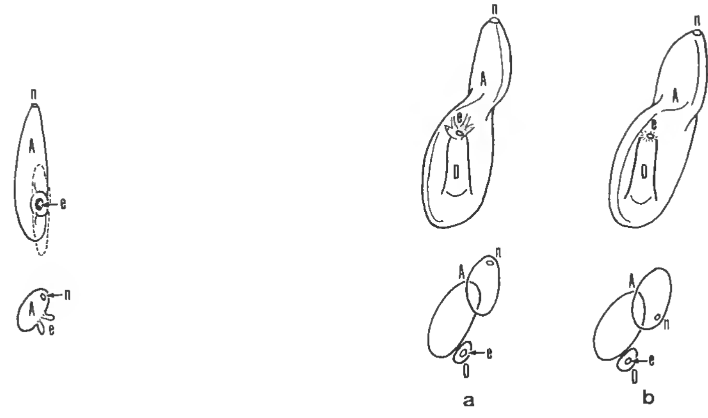


Fig. 20. — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis ovalis* et sa projection. *A* : branche ascendante ; *e* : entonnoir ; *n* : néphridiopore.

Fig. 21. — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis muelleri* (a) et de celle de *Phoronis psammophila* (b), et leurs projections. *A* : branche ascendante ; *D* : branche descendante ; *e* : entonnoir ; *n* : néphridiopore.

Nous pouvons donc conclure que le développement des néphridies (qui sont les gonoductes) et celui des gonades se font simultanément, mais le mécanisme qui les lie reste encore à découvrir. La morphologie des néphridies des individus immatures et de ceux à gonades mûres est néanmoins semblable ; leurs caractères, moins bien marqués chez les jeunes, sont identiques. Ce qui revient à dire que les caractères spécifiques sont toujours les mêmes dans les deux cas, mais leur étude demande une bonne observation et non une conclusion hâtive.

B. Description des néphridies des Phoronidiens

Les principaux caractères des néphridies utilisés sont :

le type de néphridies déterminé, selon qu'elles s'ouvrent dans le métacœlome par un ou deux entonnoirs ;

l'ouverture dans le cœlome anal ou oral, qui permet de distinguer respectivement un entonnoir anal et un entonnoir oral pour des néphridies du type 2. Nous comparons également les dimensions de l'ouverture des entonnoirs (grand ou petit) l'un par rapport à l'autre ;

la branche descendante : sa présence (dans ce cas, sa longueur par rapport à la branche ascendante) ou son absence ;
la branche ascendante : unique, cylindrique, ou élargie en chambres ;
la position du néphridiopore ou sur la papille anale ou sur la papille néphridiale ;
l'ouverture du néphridiopore en dessous, au même niveau ou au-dessus de celle de l'anus ;
l'épaisseur de l'épithélium des néphridies (généralement de la branche ascendante).

Grâce à ces caractères, il nous est possible de comparer les néphridies des différentes espèces de Phoronidiens (Emig, 1968*a* ; 1969*b*) et, d'après la similitude de certains caractères, de les répartir en cinq groupes (tableau IV).

Groupe 1 (*Phoronis ovalis*)

Les néphridies de *Ph. ovalis* sont du type à un seul entonnoir. En l'absence de toute branche descendante, l'entonnoir, petit, s'ouvre directement dans la branche ascendante (fig. 20 ; pl. III, fig. 12). L'entonnoir ne peut être qu'une simple ouverture (Silen, 1952 ; Lonoy, 1954 ; Marsden, 1959) ou entouré d'un tissu plus ou moins développé (fig. 20 ; pl. III, fig. 11), se prolongeant vers le haut et le bas de son ouverture (Marcus, 1949 ; Emig, 1969*c*). La branche ascendante s'ouvre à l'extérieur sur la papille anale, de chaque côté de l'anus par le néphridiopore (pl. III, fig. 10).

Groupe 2 (*Phoronis muelleri, Ph. psammophila*)

Les néphridies de *Ph. muelleri* et de *Ph. psammophila* sont également du type à un seul entonnoir (fig. 21 ; pl. IV, fig. 3, 6, 8). L'entonnoir, petit, s'ouvre sous le diaphragme (pl. IV, fig. 3) et au-dessus du début du mésentère latéral chez *Ph. psammophila* (pl. IV, fig. 3, 4),

---

PLANCHE V. — Néphridies du groupe 3 (coupes transversales).

Fig. 1-7. — *Phoronis hippocrepia.*

1. Coupe des papilles néphridiales (*pn*) d'un individu jeune ; elles sont peu développées par rapport à celles d'un adulte (voir fig. 5). — 2. Coupe légèrement oblique au niveau des entonnoirs. Ils sont peu développés et se distinguent difficilement. La coupe passe dans l'entonnoir oral de la néphridie gauche et légèrement sous l'entonnoir anal de la néphridie droite (1 mm = 3,6 μ). — 3. Coupe oblique passant par l'entonnoir oral de la néphridie gauche (1 mm = 3,2 μ). — 4. Coupe oblique passant par l'ouverture des deux entonnoirs, anal et oral (1 mm = 3,8 μ). — 5. Papilles néphridiales au niveau des néphridiopores. Elles sont libres, contrairement à celles de *Phoronis australis* (voir fig. 8) (1 mm = 5,1 μ). — 6. Entonnoir anal de la néphridie droite. La branche descendante est absente (1 mm = 3,9 μ). — 7. Entonnoir oral de la néphridie droite ; il s'ouvre sous l'entonnoir anal, qui se prolonge par du tissu (flèche) vers le bas du corps (1 mm = 3,9 μ).

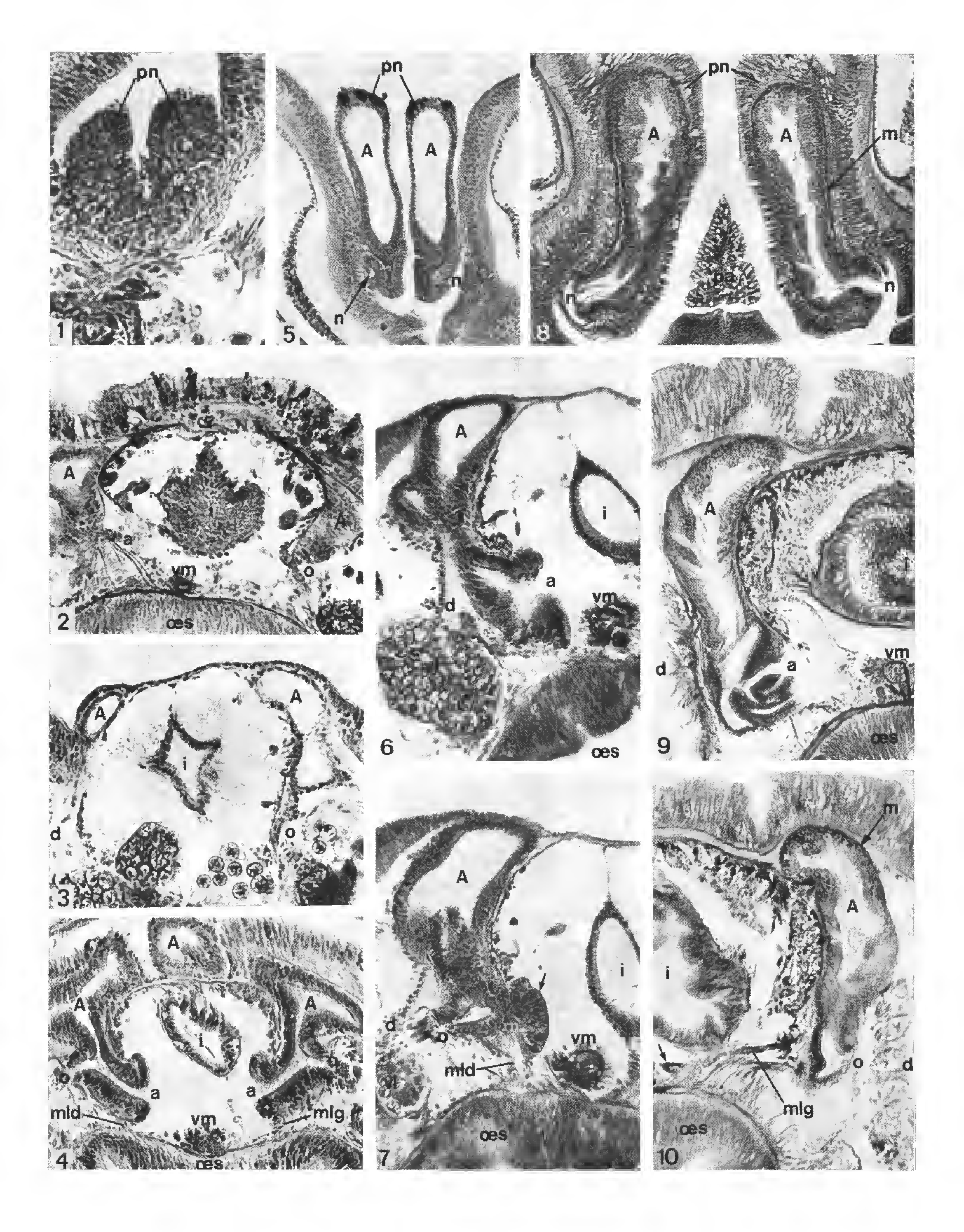
Les figures 1 à 3 représentent les néphridies de jeunes exemplaires.

Fig. 8-10. — *Phoronis australis.*

8. Papilles néphridiales au niveau des néphridiopores ; elles sont accolées à la paroi du corps. Les néphridiopores s'ouvrent au-dessus de l'anus et se prolongent par un petit entonnoir (néphridie droite). On observe la présence d'une musculature (*m*) à la base de l'épithélium néphridien (1 mm = 7 μ). — 9. Entonnoir anal de la néphridie droite. La branche descendante est absente (1 mm = 6,7 μ). — 10. Entonnoir oral de la néphridie gauche ; il s'ouvre sous l'entonnoir anal. On distingue le prolongement du tissu (flèche) de l'entonnoir anal de la néphridie droite (1 mm = 6,7 μ).

Les figures 8 à 10 correspondent aux néphridies d'individus adultes avec des gonades mûres.

A : branche ascendante ; *a* : entonnoir anal ; *d* : diaphragme ; *i* : intestin ; *m* : musculature oblique et circulaire ; *mld* : mésentère latéral droit ; *mlg* : mésentère latéral gauche ; *n* : néphridiopore ; *o* : entonnoir oral ; *œs* : œsophage ; *pa* : papille anale ; *pn* : papille néphridiale ; *vl* : vaisseau sanguin latéral ; *vm* : vaisseau sanguin médian.



1
pn
5
pn
A
A
n
n
8
pn
A
A
m
pa
n
n
2
A
A
a
vm
o
œs
6
A
i
d
a
vm
œs
9
A
d
a
vm
œs
3
A
A
i
d
o
4
A
A
A
i
o
a
a
mld
mlg
vm
œs
7
A
i
d
o
mld
vm
œs
10
m
A
i
o
d
mlg
œs

Tableau IV. — Principaux caractères des néphridies des Phoronidiens.

	Groupe 1	Groupe 2		Groupe 3		
Espèce	*ovalis*	*muelleri*	*psammophila*	*hippocrepia*	*ijimai*	*australis*
Type	un entonnoir	un entonnoir		deux entonnoirs		
Cœlome	anal — oral	anal — oral		anal : grand oral : petit		
Branche descendante	—	courte		—		
Branche ascendante	unique	unique		en deux chambres horizontales	en arc de cercle aplati	en arc de cercle
Situation du néphridiopore	papille anale	papille anale		papille néphridiale libre		papille néphridiale ± libre
Ouverture du néphridiopore	niveau anus	niveau anus	sous anus	niveau ou sur anus		
Épithélium	mince	mince		mince	± épais	épais

	Groupe 4	Groupe 5 (genre *Phoronopsis*)		
Espèce	*pallida*	*albomaculata*	*harmeri*	*californica*
Type	deux entonnoirs	deux entonnoirs		
Cœlome	anal : grand oral : petit	anal : petit oral : grand		anal : grand oral : petit
Branche descendante	longue (= br. asc.)	longue (= moitié br. asc.)		longue (= tiers br. asc.) unique
Branche ascendante	unique	unique		
Situation du néphridiopore	papille anale	papille anale (sur repli épidermique)		
Ouverture du néphridiopore	niveau anus	sous anus		
Épithélium	mince	± épais	épais	mince

br. asc. : branche ascendante. Les figures correspondant aux différents groupes sont : groupe 1 (fig. 20 ; pl. III, fig. 10-12) ; groupe 2 (fig. 21 ; pl. IV) ; groupe 3 (fig. 22 ; pl. V ; pl. VIII, fig. 1-4) ; groupe 4 (fig. 23 ; pl. III, fig. 13, 14) ; groupe 5 (fig. 24 ; pl. VI).

tandis que le mésentère latéral de *Ph. muelleri* présente une ouverture au niveau de l'entonnoir (pl. IV, fig. 8), et débute au-dessus de ce dernier (Selys-Longchamps, 1903; Emig, 1969*b*). La branche descendante est relativement courte et se jette dans la branche ascendante (fig. 21). Cette dernière, logée dans la paroi du corps (pl. IV, fig. 2, 6, 8), subit une rotation de 30° au niveau du diaphragme et s'oriente dans le plan dorso-ventral. Les branches ascendantes des néphridies de *Ph. muelleri* font saillie dans leur partie supérieure de chaque côté de l'intestin, auquel elles sont juxtaposées (pl. IV, fig. 8) ; chez *Ph. psammophila*, ces branches sont situées latéralement, bien espacées (pl. IV, fig. 2, 6). Elles s'ouvrent à l'extérieur par le néphridiopore sur la papille anale (pl. IV, fig. 1, 5, 7), sous l'anus pour *Ph. psammophila* (pl. IV, fig. 1, 5), généralement au même niveau chez *Ph. muelleri*, mais parfois aussi légèrement au-dessus ou en dessous (pl. IV, fig. 7).

L'épithélium des néphridies de *Ph. muelleri* et de *Ph. psammophila* est mince et cilié. Nous avons décrit dans le paragraphe précédent l'apparition des bourrelets autour des entonnoirs.

Groupe 3 (*Phoronis hippocrepia, Ph. ijimai, Ph. australis*)

Les néphridies de ces deux espèces sont du type à deux entonnoirs et elles se caractérisent par l'absence de la branche descendante (fig. 22).

Phoronis hippocrepia

L'entonnoir le plus grand s'ouvre dans le cœlome anal, et le plus petit, dans le cœlome oral (pl. V, fig. 6, 7) ; ce dernier débute sous l'entonnoir anal dans lequel il se jette (pl. V, fig. 4). La branche ascendante est divisée en deux chambres horizontales (Selys-Longchamps, 1907 ; Emig, 1968*a*) ; la chambre proximale, dans laquelle s'ouvre l'entonnoir anal, est légèrement transversale par rapport au plan dorso-ventral (pl. V, fig. 6, 7) ; elle communique avec la chambre distale, située dorso-ventralement (fig. 22 a ; pl. V, fig. 5). Cette chambre forme la papille néphridiale, entièrement libre, non accolée à la paroi du corps (pl. V, fig. 5) et située au-dessus et en avant de la papille anale (fig. 12). Le néphridiopore s'ouvre au-dessus de l'anus, sur la face interne de la papille néphridiale (pl. V, fig. 5). L'épithélium est mince et cilié, surtout dans les entonnoirs.

Phoronis ijimai

Les néphridies de *Ph. ijimai* ont des caractères semblables à ceux de *Phoronis hippocrepia* (Emig, 1971) ; elles sont du type à deux entonnoirs, l'anal grand et l'oral petit (fig. 22b ; pl. VIII, fig. 3, 4). L'entonnoir oral s'ouvre également sous l'anal et se jette dans ce dernier (Ikeda, 1901 ; Zimmer, 1964 ; Emig, 1971). Les entonnoirs anaux se prolongent le long des mésentères latéraux comme ceux de *Phoronis australis* (fig. 22b), principalement celui de la néphridie droite (Ikeda, 1901 ; Pixell, 1912 ; Zimmer, 1964).

Les néphridies de *Ph. ijimai* ne possèdent qu'une seule branche, ascendante, mais cette dernière se distingue de celle de *Ph. hippocropia* par sa forme en arc de cercle aplati (fig. 22), nettement moins arrondi que chez la branche ascendante des néphridies de *Ph. australis*. La branche ascendante forme également, à la base de la concavité lophophorale, une papille néphridiale libre (fig. 12, 22b ; pl. VIII, fig. 1) et s'ouvre à l'extérieur par le néphridiopore, au niveau ou au-dessus de l'anus (pl. VIII, fig. 1), comme chez *Ph. hippocrepia*.

Les néphridies de *Ph. ijimai* diffèrent de celles de *Ph. hippocrepia* par un autre détail : elles sont entourées d'une plus importante épaisseur de tissu de soutien ; d'autre part, l'intestin de *Ph. ijimai* forme un coude entouré de tissu de soutien, au niveau des néphridies, avant de s'ouvrir par l'anus (pl. VIII, fig. 2), disposition que nous n'avons pas observée chez *Ph. hippocrepia* (Emig, 1971). Par contre, les néphridies de *Ph. ijimai* se distinguent nettement de celles de *Ph. australis* par la position des papilles néphridiales et de la branche ascendante.

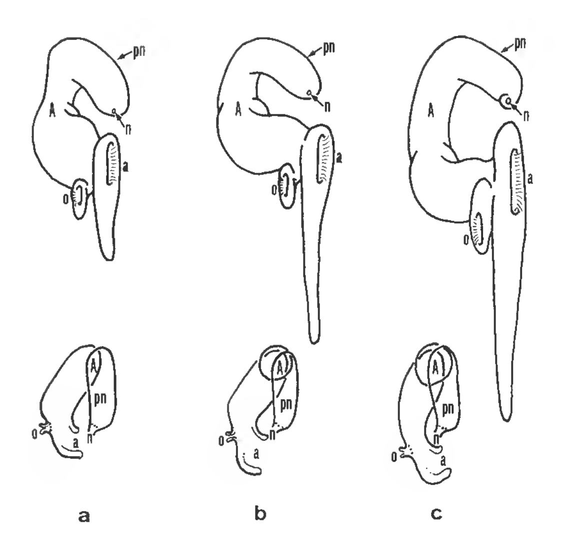


Fig. 22. — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis hippocrepia* (a), de *Phoronis ijimai* (b) et de *Phoronis australis* (c), et leurs projections. *A* : branche ascendante ; *a* : entonnoir anal ; *n* : néphridiopore ; *o* : entonnoir oral ; *pn* : papille néphridiale.

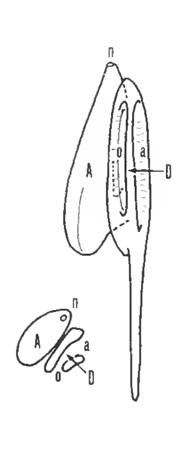


Fig. 23. — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis pallida*, et sa projection. *A* : branche ascendante ; *a* : entonnoir anal ; *D* : branche descendante ; *n* : néphridiopore ; *o* : entonnoir oral.

Phoronis australis

Les néphridies de *Ph. australis* possèdent également deux entonnoirs et, comme chez *Ph. hippocrepia*, l'entonnoir anal est le plus grand et l'entonnoir oral, s'ouvrant sous l'anal, le plus petit (fig. 22b ; pl. V, fig. 9, 10). Le mésentère latéral sépare les deux entonnoirs, l'oral se jette dans l'anal (fig. 22c). La similitude entre les néphridies de *Ph. australis*, de *Ph. hippocrepia* et de *Ph. ijimai* a été remarquée par Ikeda (1901) et Emig (1969*b*). Les deux entonnoirs anaux se prolongent longuement vers le bas du corps, l'anal droit ayant un prolongement nettement plus important (fig. 22*c* ; pl. V, fig. 10). Cette disposition, bien que moins marquée, se retrouve également chez *Ph. hippocrepia* (pl. V, fig. 7).

Bien que Benham (1889) décrive et représente des néphridies avec deux branches, elles n'en possèdent en réalité qu'une seule, ascendante (Emig, 1969*b*), en forme d'arc de cercle dans le plan ventro-dorsal. Cette branche forme dans sa partie supérieure une papille néphridiale (fig. 5, 22*c*), comme chez *Ph. hippocrepia*. La papille n'est généralement libre

que partiellement, étant accolée à la paroi du corps à sa base (pl. V, fig. 8). Le néphridiopore s'ouvre comme chez *Ph. hippocrepia* au-dessus de l'anus ; il se prolonge par une sorte de petit entonnoir fermé (pl. V, fig. 8). L'épithélium des néphridies est épais, fortement cilié, la lumière du tube est étoilée et mince. Les néphridies de *Ph. australis* sont caractérisées par la présence d'une musculature longitudinale et oblique (Emig, 1969*b*), située à la base de l'épithélium de la branche ascendante (pl. V, fig. 8, 10).

D'après la description de Mc Intosh (1888), les néphridies de *Ph. buskii* semblent avoir les mêmes caractéristiques que celles de *Ph. australis* : présence d'une papille néphridiale, type à deux entonnoirs, ouverture du néphridiopore de chaque côté de l'anus.

Groupe 4 (*Phoronis pallida*)

Les néphridies de *Ph. pallida* sont du type à deux entonnoirs (Silen, 1952 ; Marsden, 1959 ; Emig, 1969*c*). L'entonnoir le plus large s'ouvre dans le cœlome anal, le plus petit dans le cœlome oral (fig. 23 ; pl. III, fig. 14). Ils débutent simultanément sous le diaphragme (pl. III, fig. 13), mais l'entonnoir anal se prolonge plus bas que l'oral (fig. 23) ; ils forment la branche descendante, mais sans la présence d'un sillon comme dans les néphridies du genre *Phoronopsis* (pl. III, fig. 14). Les entonnoirs anaux possèdent des prolongements, celui de l'entonnoir anal droit étant le plus long et pouvant atteindre le double de la longueur de la néphridie elle-même (fig. 23). A leur base les entonnoirs se jettent dans la branche ascendante, au-dessus du mésentère latéral. Cette dernière s'ouvre par le néphridiopore sur la papille anale, de chaque côté de l'anus (pl. III, fig. 13).

Les néphridies de *Phoronis pallida* sont caractérisées par une branche descendante atteignant la longueur de la branche ascendante (fig. 23).

Groupe 5 (genre *Phoronopsis*)

Les néphridies des espèces du genre *Phoronopsis* sont du type à deux entonnoirs ; elles possèdent une branche descendante longue. Le néphridiopore est situé sur le repli épidermique de l'invagination, sur lequel s'ouvre également l'anus, et son ouverture est toujours sous celle de l'anus.

Phoronopsis albomaculata

L'entonnoir anal, petit, s'appuie sur le diaphragme (pl. VI, fig. 2) et s'ouvre au-dessus de l'entonnoir oral. Ce dernier, le plus grand, se prolonge plus bas (fig. 24a). Sur les exemplaires étudiés, nous n'avons pu préciser si la paroi, séparant les deux entonnoirs, est continue ou interrompue (Emig et Thomassin, 1969) ; il semble néanmoins qu'avant la fermeture de l'entonnoir anal par le mésentère latéral, les deux entonnoirs n'en fassent qu'un sur une très courte longueur. Comme Gilchrist (1907), nous n'avons observé aucun prolongement épithélial des entonnoirs, la base de l'oral n'étant marquée que par un épaississement du tissu néphridien. La branche descendante est formée par un sillon (pl. VI, fig. 1) et se jette à la base des entonnoirs dans la branche ascendante. Cette dernière est environ deux fois plus longue que la descendante (fig. 24*a*) ; elle pénètre dans le repli épidermique et s'ouvre sous l'anus par le néphridiopore dans l'invagination (pl. VI, fig. 1). L'épithélium est plus ou moins épais.

Phoronopsis harmeri

Les néphridies de *Php. harmeri* possèdent, comme celles de *Php. albomaculata*, un entonnoir anal petit et un entonnoir oral grand (fig. 24b ; pl. VI, fig. 4). La branche ascendante est environ deux fois plus longue que la descendante. Le néphridiopore s'ouvre nettement sous l'anus dans l'invagination (pl. VI, fig. 3). Ces néphridies se distinguent de celles de *Php. albomaculata* par leur grande taille, des entonnoirs bien plus larges, une branche descendante plus marquée (pl. VI, fig. 4). Les entonnoirs anal et oral ont des prolongements atteignant la base de la branche ascendante (fig. 24b). Ces entonnoirs peuvent chez certains individus n'en former qu'un sur une très courte distance (Emig, 1968*a*), mais cet espace est généralement occupé par le mésentère latéral (fig. 24b). L'épithélium des néphridies de *Php. harmeri* est épais et fortement cilié, surtout au niveau des entonnoirs et des néphridiopores ; la lumière du tube est faible et étoilée (pl. VI, fig. 4).

Phoronopsis californica

Les néphridies de *Php. californica* se distinguent de celles des deux espèces précédentes par un grand entonnoir anal et un petit oral (fig. 24c ; pl. VI, fig. 6, 7, 8). Ce dernier possède une ouverture égale à la moitié de celle de l'entonnoir anal, mais il se prolonge plus bas. L'entonnoir anal s'appuie dans sa partie supérieure sur le diaphragme (pl. VI, fig. 6), tandis que l'oral débute sous le diaphragme. Sur la figure 6 (pl. VI), la coupe passe légèrement au-dessus de l'ouverture de l'entonnoir oral de la néphridie droite, mais on pressent déjà cette ouverture (voir flèche). Chez certains exemplaires, la paroi séparant les deux

---

PLANCHE VI. — Néphridies du groupe 5 (coupes transversales).

Fig. 1, 2. — *Phoronopsis albomaculata.*

1. Coupe oblique passant par le néphridiopore de la néphridie droite et par l'entonnoir oral de la néphridie gauche (1 mm = 3,9 μ). — 2. Coupe oblique au niveau de l'entonnoir anal de la néphridie droite (1 mm = 4 μ).

Fig. 3, 4. — *Phoronopsis harmeri.*

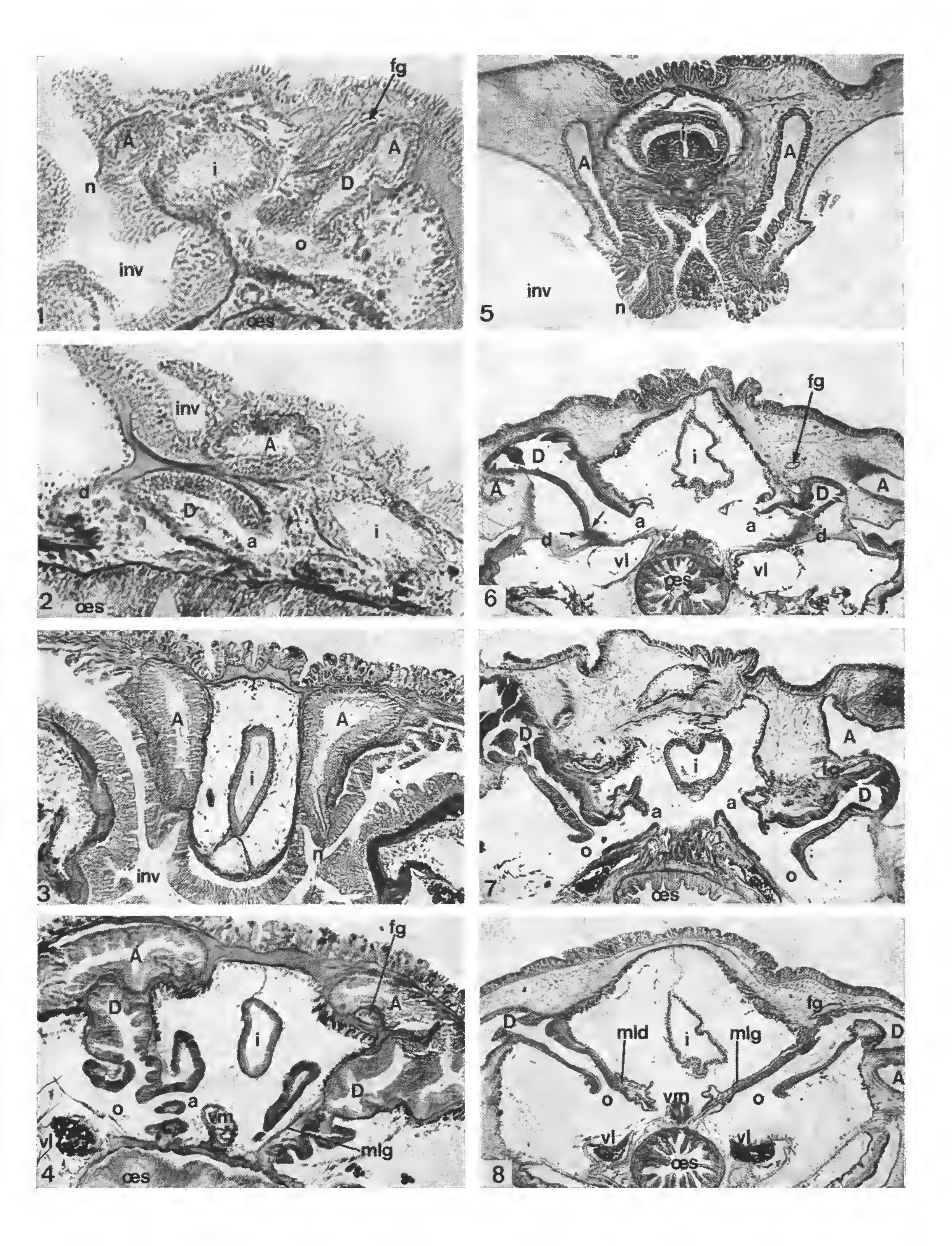
3. Papille anale (sur le repli épidermique) avec les branches ascendantes des néphridies au niveau des néphridiopores (1 mm = 10 μ). — 4. Coupe légèrement oblique, passant par les deux entonnoirs, anal et oral, de la néphridie droite et sous les entonnoirs de la néphridie gauche. De chaque côté du mésentère latéral gauche, les entonnoirs anal et oral ont des prolongements. La fibre géante droite n'est plus visible sur cette coupe (1 mm = 12 μ).

Fig. 5-8. — *Phoronopsis californica.*

5. Papille anale (sur le repli épidermique) au niveau des néphridiopores (1 mm = 17 μ). — 6. Coupe au niveau des entonnoirs anaux. Sur la néphridie droite, les flèches indiquent l'ouverture future de l'entonnoir oral (1 mm = 24 μ). — 7. Coupe au niveau des deux entonnoirs anal et oral ; la paroi séparant les deux entonnoirs est bien distincte et accolée au vaisseau sanguin latéral (1 mm = 24 μ). — 8. Entonnoir oral. La paroi séparant les deux entonnoirs n'est pas visible sur cette coupe, bien que présente sous la forme d'une seule couche cellulaire très fine entre le vaisseau latéral et le vaisseau médian. Les mésentères latéraux ferment les entonnoirs anaux. La branche descendante est bien individualisée, en comparaison avec celles des figures 1, 2 et 4. La section de la branche ascendante varie, voir figures 6 à 8 (1 mm = 24 μ).

Les néphridies de cette planche correspondent à des individus adultes. Les néphridiopores s'ouvrent sous l'anus, dans l'invagination sous le lophophore.

A : branche ascendante ; *a* : entonnoir anal ; *D* : branche descendante ; *d* : diaphragme ; *fg* : fibre géante gauche ; *inv* : invagination sous le lophophore ; *i* : intestin ; *mld* : mésentère latéral droit ; *mlg* : mésentère latéral gauche ; *n* : néphridiopore ; *o* : entonnoir oral ; *œs* : œsophage ; *vl* : vaisseau sanguin latéral ; *vm* : vaisseau sanguin médian.



1
fg
A
A
n
i
D
o
inv
œs
2
inv
A
d
D
a
i
œs
3
A
A
i
inv
n
4
A
fg
D
A
i
D
o
a
vm
vl
mlg
œs
5
i
A
A
inv
n
6
fg
D
i
A
D
A
a
a
d
d
vl
vl
œs
7
D
A
i
D
a
a
o
o
œs
8
D
fg
mld
i
mlg
D
A
o
vm
o
vl
vl
œs

entonnoirs peut être très mince, pratiquement inexistante (Emig, 1969*b*) ; ceci explique probablement la description de Hilton (1930), les néphridies n'ayant qu'un entonnoir oral. Les deux entonnoirs se prolongent par du tissu néphridien jusqu'à la base des néphridies (fig. 24e), le long du mésentère latéral. La branche descendante débute légèrement au-dessus des entonnoirs et se jette dans la branche ascendante sous ces derniers ; elle est bien individualisée (pl. VI, fig. 6, 7, 8). La branche ascendante peut avoir une section ronde ou ovale, avec un diamètre très variable selon les individus et parfois selon les néphridies ;

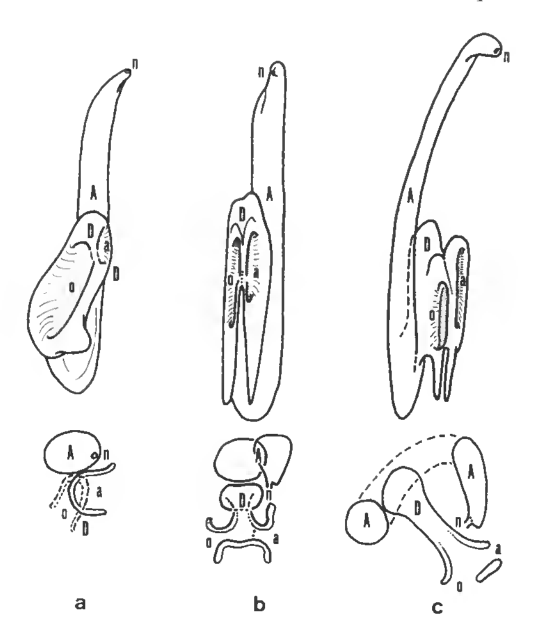


Fig. 24. — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronopsis albomaculata* (a), de *Phoronopsis harmeri* (b), de *Phoronopsis californica* (c), et leurs projections (même légende que figure 23).

elle passe dans le repli épidermique, s'oriente dans un plan dorso-ventral (fig. 24c) et s'ouvre dans l'invagination sous l'anus (pl. VI, fig. 5). L'épithélium des néphridies est mince (Hilton, 1930), avec une lumière du tube importante (pl. VI, fig. 5 à 8).

Nous avons résumé dans le tableau IV les principaux caractères des néphridies de chaque espèce de Phoronidiens. Ceux-ci correspondent à des individus adultes ayant des gonades mûres ou en cours de développement.

En conclusion, nous rappellerons les caractères de chaque groupe. Le groupe 1 (*Phoronis ovalis*) est caractérisé par une branche ascendante unique (pas de branche descendante), par un seul entonnoir qui se présente comme une simple ouverture dans cette branche. Le groupe 2 (*Ph. muelleri*, *Ph. psammophila*) possède une branche descendante assez courte et un seul entonnoir. Le groupe 3 (*Ph. hippocrepia*, *Ph. ijimai*, *Ph. australis*) est du type à deux entonnoirs ; il se distingue par l'absence de la branche descendante et l'ouverture du pore urinaire sur une papille néphridiale (et non sur la papille anale). Le groupe 4 (*Ph. pallida*), du type à deux entonnoirs, se rapproche du groupe 5, dont il se dis-

tingue par une branche descendante de même longueur que l'ascendante, des entonnoirs minces et presque de la même longueur. Le groupe 5 (genre *Phoronopsis*), également du type à deux entonnoirs, possède de grands entonnoirs, une branche descendante, dont la longueur est la moitié ou le tiers de la branche ascendante ; le néphridiopore s'ouvre sous l'anus dans l'invagination, étant lui-même sur le repli épidermique de celle-ci.

VII. Fibres nerveuses géantes

Les Phoronidiens se subdivisent en deux groupes, selon qu'ils possèdent une ou deux fibres géantes, si nous faisons exception de *Phoronis ovalis*. En conséquence, ce caractère taxonomique ne peut fournir qu'un complément à la détermination d'une espèce. Le nombre de fibres géantes pour chaque espèce, ainsi que leur diamètre, ont été résumés dans le tableau V.

Tableau V. — Nombre et diamètre des fibres nerveuses géantes dans la région musculaire du métasome (voir pl. VII ; pl. VIII, fig. 6, 7).

	Fibre géante gauche		Fibre géante droite	
		diamètre en μ		diamètre en μ
Ph. ovalis	absente (1)	(2,5)	absente (1)	(2,5)
Ph. hippocrepia	1	4 — 10	1	1 — 7
Ph. ijimai	1	3 — 10	1	2 — 8
Ph. australis	1	5 — 11	1	3 — 13
Ph. psammophila	1	7 — 27	parfois rudimentaire	
Ph. muelleri	1	7 — 40		
Ph. pallida	1	15 — 20		
Php. albomaculata	1	15 — 24		
Php. harmeri	1	20 — 40		
Php. californica	1	70 — 80		

L'absence de fibres nerveuses géantes chez *Ph. ovalis* a été confirmée par tous les auteurs, à l'exception de Forneris (1959), qui a découvert, chez quelques exemplaires seulement, la présence de deux fibres géantes, une gauche et une droite, d'un diamètre de 2,5 μ. Silen (1954*b*) a observé que la rapidité de rétraction de *Ph. ovalis* correspondait à celle de *Ph. muelleri* et de *Ph. pallida* après section de la fibre géante sous le ganglion cérébroïde.

Le diamètre des fibres géantes de *Ph. hippocrepia* varie d'après les individus ; souvent elles sont difficilement visibles. Selys-Longchamps (1903) ne décrit qu'une seule fibre à gauche chez *Ph. gracilis*, alors qu'elle existe probablement à droite également ; ce même auteur, en 1907, signale qu'il n'a pas pu mettre ces fibres en évidence chez *Ph. hippocrepia*. Cette difficulté constitue, d'après Marsden (1959), un critère taxonomique de l'espèce. Le diamètre de la fibre géante gauche de *Ph. hippocrepia*, de *Ph. ijimai* et de *Ph. australis* est plus grand que celui de la fibre droite, mais parfois c'est l'inverse pour la dernière espèce.

La fibre géante est unique à gauche chez *Ph. psammophila* (pl. VII, fig. 6). Mais on remarque chez certains exemplaires la présence d'une fibre droite rudimentaire (ANDREWS, 1890 ; SELYS-LONGCHAMPS, 1907). Ce dernier auteur a observé un individu possédant seulement une fibre droite, et nous avons récolté dans l'étang de Thau un exemplaire identique.

La fibre géante de *Ph. muelleri* est également unique à gauche, son diamètre correspond pratiquement à l'épaisseur de l'épiderme et sa section est ovale (pl. VII, fig. 5).

Les espèces du genre *Phoronopsis* ne possèdent qu'une seule fibre géante, à gauche. Mais chez *Php. harmeri* et *Php. californica*, la fibre droite est présente jusqu'au niveau des néphridies, où elle s'atrophie et disparaît. Cette disposition a probablement été observée par TORREY (1901), car chez *Phoronis pacifica* il décrit deux fibres, dont la droite est extrêmement courte. D'après MARSDEN (1959), *Phoronopsis harmeri* peut également avoir une fibre droite rudimentaire. Les expériences de WILSON et BULLOCK (1958) sur *Php. harmeri* ont permis de montrer que la vitesse de contraction est de 6 m/sec. Pour une stimulation dont la fréquence est supérieure à 150 par seconde, la chronaxie est de l'ordre de 0,05 m/sec.

Aucune indication n'est fournie sur les fibres géantes de *Phoronis buskii.*

VIII. MUSCLES LONGITUDINAUX

Au sein d'une espèce, les muscles longitudinaux présentent des variations importantes. Dans un travail antérieur (EMIG, 1969*a*), nous avons émis l'hypothèse que la moyenne du nombre de muscles longitudinaux change dans chaque localité et serait caractéristique d'un biotope.

Nous envisagerons dans ce chapitre l'étude des variations du nombre de muscles longitudinaux en fonction du temps, du biotope et finalement les variations des diverses espèces de Phoronidiens. Les formules musculaires sont établies d'après SELYS-LONGCHAMPS (1907) :

$$\frac{\text{cœlome oral gauche} \mid \text{cœlome oral droit}}{\text{cœlome anal gauche} \mid \text{cœlome anal droit}}$$

De l'ensemble des formules musculaires, nous tirons deux formules moyennes ; l'une, en fraction de muscles, sera considérée comme la formule moyenne réelle, l'autre sera donnée en muscles entiers à partir de la formule précédente. La formule générale représente l'intervalle de variation du nombre de muscles longitudinaux dans chaque cœlome et l'intervalle de variation du nombre total de muscles.

A. VARIATIONS ANNUELLES DES MUSCLES LONGITUDINAUX

L'étude des variations en fonction du temps a été faite sur deux espèces, *Phoronis psammophila* et *Phoronis hippocrepia*. Ces deux espèces ont été choisies à cause de leur facilité de récolte près de Marseille.

1. **Phoronis psammophila**

Nous avons effectué deux récoltes espacées de six mois dans les sables fins de la plage du Prado. La première, en décembre 1968, suit l'implantation des larves dans le sédiment, la seconde, en août 1969, a été effectuée au cours de la maturation des gonades. Les résultats portent sur une cinquantaine d'individus dans chaque prélèvement.

	Formules moyennes		Formules générales
Décembre.........	$\frac{11,5 \mid 10,9}{6,1 \mid 5,9} = 34,4$	$\frac{12 \mid 11}{6 \mid 6} = 35$	$\frac{9 - 16 \mid 9 - 14}{5 - 10 \mid 5 - 9}$ [29 — 46]
Août	$\frac{11,7 \mid 11,5}{6,1 \mid 6,3} = 35,6$	$\frac{12 \mid 12}{6 \mid 6} = 36$	$\frac{9 - 15 \mid 9 - 14}{5 - 8 \mid 5 - 9}$ [29 — 43]

Dans cette population de *Ph. psammophila*, les moyennes montrent un accroissement du nombre de muscles longitudinaux de 34,4 à 35,6, tandis que le maximum de la courbe (fig. 25) se déplace de 34 à 36. Cette augmentation s'explique par l'âge croissant des individus ; elle se fait surtout dans les cœlomes oral droit et anal droit et légèrement dans le cœlome oral gauche. Mais nous constatons que les formules générales sont semblables, donc insuffisantes pour mettre ces variations en évidence. Sur la figure 25, la courbe A (décembre) a un profil irrégulier, car les individus, dont le nombre de muscles est de 31 à 35, sont les plus nombreux ; ce sont des jeunes. Les exemplaires de 36 à 46 muscles font probablement partie de la génération précédente, ce qui peut expliquer leur petit nombre. La courbe B (août) montre un profil régulier correspondant à une population adulte.

2. **Phoronis hippocrepia**

Les prélèvements ont été effectués en décembre 1968 (individus jeunes) et en mai 1969 (gonades en cours de maturation) dans le Vieux-Port de Marseille. L'échantillonnage est plus faible, d'une vingtaine d'individus pour chaque récolte.

	Formules moyennes		Formules générales
Décembre.........	$\frac{10,1 \mid 10,5}{4,6 \mid 4,3} = 29,5$	$\frac{10 \mid 11}{5 \mid 4} = 30$	$\frac{9 - 12 \mid 9 - 13}{3 - 6 \mid 4 - 5}$ [27 — 32]
Mai..............	$\frac{11,1 \mid 10,7}{4,9 \mid 4,7} = 31,4$	$\frac{11 \mid 11}{5 \mid 5} = 32$	$\frac{9 - 14 \mid 9 - 16}{4 - 6 \mid 4 - 7}$ [27 — 37]

Dans cette population, les moyennes montrent un accroissement du nombre de muscles, de 29,5 à 31,4, qui s'effectue principalement dans les cœlomes oral gauche et anal droit, mais également dans les deux autres cœlomes. Les formules générales font état de cette

augmentation dans l'ensemble des cœlomes et pour le nombre total de muscles longitudinaux. Sur la figure 26, la courbe A (décembre) présente un maximum à 29 muscles ; l'ensemble des individus examinés étaient des jeunes. La courbe B (mai) a un maximum à 30 muscles, pouvant correspondre à de jeunes exemplaires ; mais elle montre un étalement du nombre total de muscles longitudinaux, dû à des individus plus âgés, mais non adultes. Ceci s'explique par une période de reproduction beaucoup plus longue chez *Ph. hippocrepia*, avec une superposition des générations. Pour la courbe B, l'échantillonnage est probablement insuffisant.

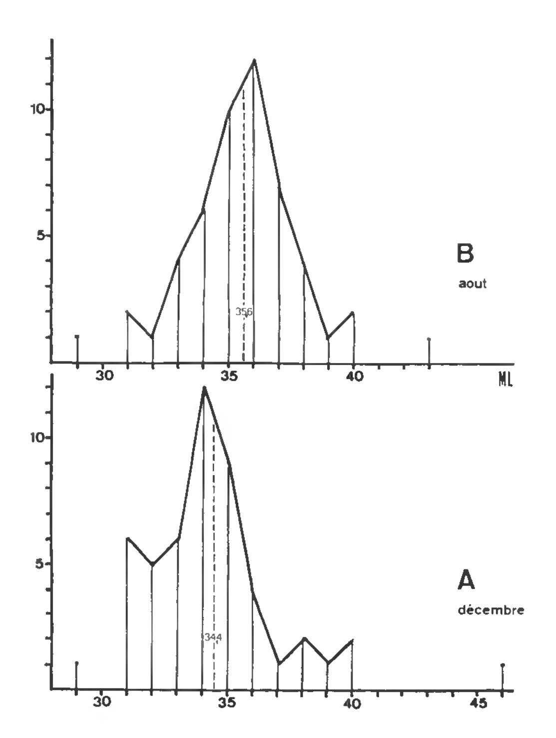


FIG. 25. — Courbes des variations des nombres totaux de muscles longitudinaux (ML) chez *Phoronis psammophila* (A, en décembre 1968 ; B, en août 1969). Plage du Prado (Marseille).

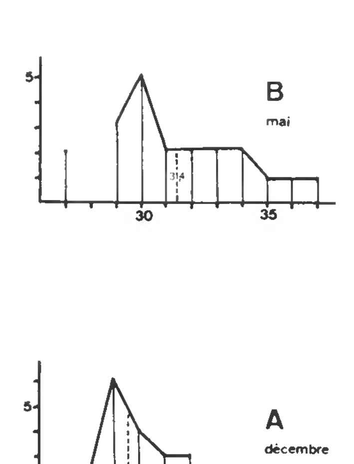


FIG. 26. — Courbes des variations des nombres totaux de muscles longitudinaux (ML) chez *Phoronis hippocrepia* (A, en décembre 1968 ; B, en mai 1969). Vieux-Port (Marseille).

En conclusion, l'étude que nous venons de faire est encore sommaire et demande une confirmation ultérieure de ces résultats. Pour l'instant, nous pouvons affirmer que le nombre de muscles longitudinaux augmente avec l'âge des Phoronidiens, en même temps que l'intervalle de variation de ce nombre croît pour une même population. Cette augmentation permet également d'expliquer l'accroissement du nombre de muscles chez un individu depuis le lophophore jusqu'à l'ampoule. Chez *Ph. psammophila* et *Ph. hippocrepia*, cet accroissement, de l'ordre de un à deux muscles, ne s'observe généralement que chez quelques individus lors d'un prélèvement (EMIG, 1969*a*).

B. Variations du nombre de muscles longitudinaux en fonction de la localité

1. Phoronis psammophila

Les résultats portent sur huit loealités, mais principalement sur deux, plage du Prado (Marseille) et étang de Berre (fig. 27, tableau VI).

Tableau VI. — Localités et formules musculaires de la population 1 et de la population 2 de *Phoronis psammophila.*

	Localités	Nombre d'individus	Formules moyennes		Formules générales	
1	Étang de Berre.	108	$\frac{10 \mid 9,7}{5,5 \mid 5,2} = 30,4$	$\frac{10 \mid 10}{6 \mid 5} = 31$	$\frac{8-13 \mid 8-12}{4-7 \mid 4-7}$	25 — 37
	Calanque de Port-Miou ...	29	$\frac{9,8 \mid 9,1}{5,1 \mid 5} = 29$	$\frac{10 \mid 9}{5 \mid 5} = 29$	$\frac{8-11 \mid 7-11}{4-6 \mid 4-6}$	25 — 33
	Étang de Thau (*a*)	56	$\frac{9,2 \mid 8,9}{5,5 \mid 5} = 28,6$	$\frac{9 \mid 9}{6 \mid 5} = 29$	$\frac{8-14 \mid 7-12}{4-7 \mid 4-7}$	25 — 39
	Lucrino (*b*)	8	$\frac{8,9 \mid 8,5}{5,1 \mid 4,8} = 27,3$	$\frac{9 \mid 9}{5 \mid 5} = 28$	$\frac{8-9 \mid 7-11}{5-6 \mid 4-5}$	25 —30
2	Concarneau	18	$\frac{11,8 \mid 12,1}{7,3 \mid 6,2} = 37,4$	$\frac{12 \mid 12}{7 \mid 6} = 37$	$\frac{8-13 \mid 9-15}{5-11 \mid 4-9}$	26 — 46
	Dinard	30	$\frac{12 \mid 11,5}{6,3 \mid 6} = 35,8$	$\frac{12 \mid 12}{6 \mid 6} = 36$	$\frac{9-14 \mid 9-15}{4-8 \mid 4-8}$	26 — 42
	Naples et Messine (*a*)	13	$\frac{11,7 \mid 11,2}{5,7 \mid 5,5} = 35,1$	$\frac{12 \mid 11}{6 \mid 6} = 35$	$\frac{9-14 \mid 10-12}{5-7 \mid 5-7}$	32 — 39
	Plage du Prado.	148	$\frac{11,4 \mid 10,8}{6,2 \mid 6} = 34,4$	$\frac{11 \mid 11}{6 \mid 6} = 34$	$\frac{9-16 \mid 8-14}{5-10 \mid 4-9}$	26 — 46

(*a*) y eompris les résultats de Selys-Longchamps (1907) ; (*b*) résultats de Selys-Longchamps (1907).

En fonction du biotope, *Ph. psammophila* peut se répartir en deux populations ; la population 1, dont la moyenne des nombres de muscles varie de 28 à 31, est présente dans des fonds sablo-vaseux, à salinité diminuée et hydrodynamisme faible (Lucrino, Port-Miou, étang de Thau, étang de Berre) ; la population 2, dont la moyenne varie de 34 à 37, vit dans des loealités à forte salinité, dans un sédiment de sables fins (fraction grossière ou vaseuse peu importante) et un hydrodynamismc fort (Naplcs, Concarneau, Dinard, plage du Prado). La variation des moyennes au sein d'unc même population est faible :

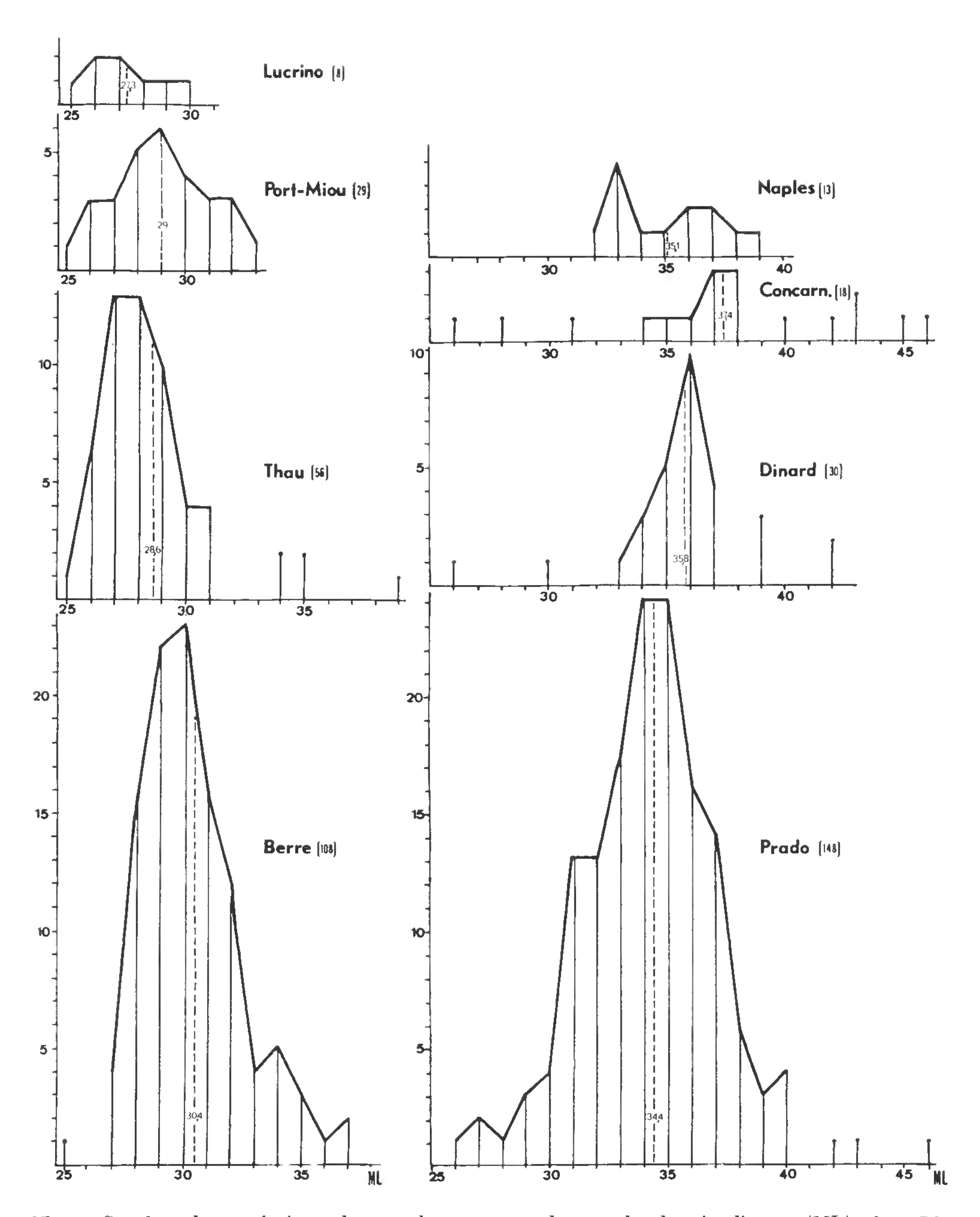


Fig. 27. — Courbes des variations des nombres totaux de muscles longitudinaux (ML) chez *Phoronis psammophila*. Nous distinguons deux populations, la première (Lucrino, Port-Miou, étang de Thau, étang de Berre) et la deuxième (Naples, Concarneau, Dinard, plage du Prado à Marseille). La moyenne dans chaque localité est représentée par un trait pointillé. Le chiffre entre parenthèses, après le nom des localités, indique le nombre d'exemplaires étudiés. Les courbes de Lucrino et Naples ont été dressées d'après les résultats de Selys-Longchamps (1907). Dans la courbe de l'étang de Thau ont été inclus les résultats de ce dernier auteur, obtenus dans la même localité.

de trois muscles longitudinaux (voir tabl. VI) ; elle peut s'expliquer par la différence d'âge des individus dans chaque localité, car les prélèvements n'ont pas été effectués à la même période. Sur la figure 27, la courbe Prado a été établie avec tous les résultats obtenus au cours des années précédentes. Si nous comparons cette courbe avec la courbe B (fig. 25), nous remarquons que la moyenne est respectivement 34,3 et 35,4, cette différence étant due à l'âge des exemplaires. En comparant les deux populations de *Ph. psammophila* (tableau VI ; fig. 27), nous observons que les formules générales de la population 2 comportent un nombre plus élevé de muscles longitudinaux.

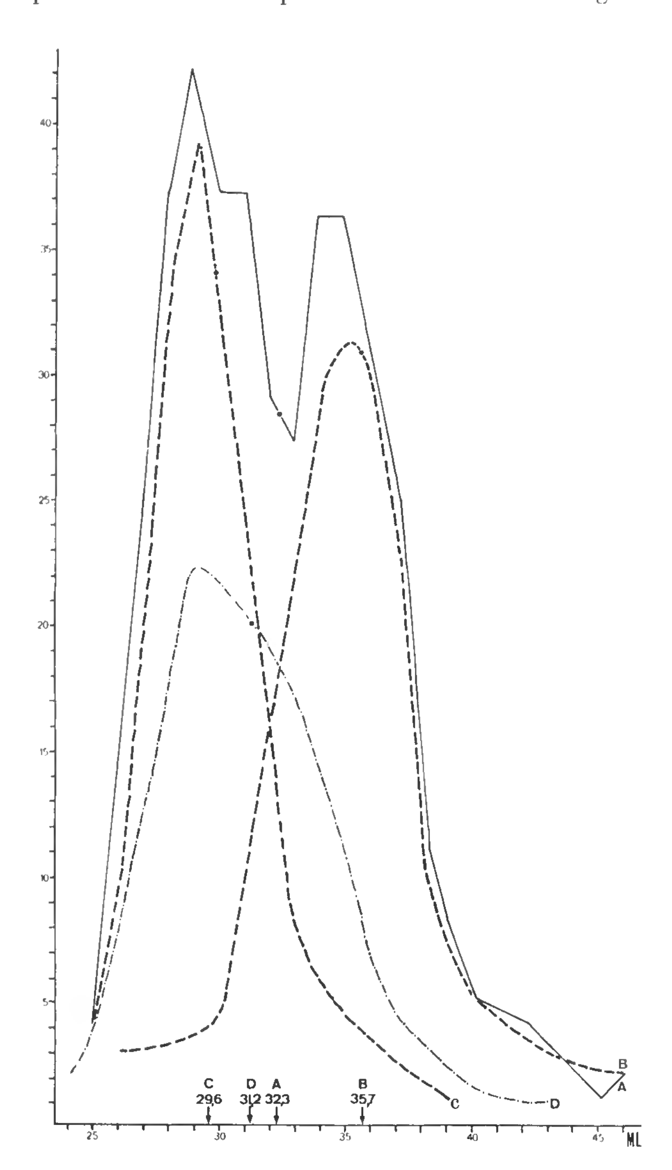


FIG. 28. — Courbes des variations des nombres totaux de muscles longitudinaux (ML) chez *Phoronis psammophila* (A, B, C) et chez *Phoronis hippocrepia* (D). La courbe A a été dressée avec l'ensemble des résultats des populations 1 et 2 ; elle est superposée à la courbe C de la population 1 et à la courbe B de la population 2. La moyenne de chaque courbe est signalée par un point et reportée sur l'abscisse.

Sur la figure 28, la courbe A représente le profil des deux populations, la moyenne étant de 32 muscles. Cette courbe montre deux maxima, l'un à 29, l'autre entre 34 et 35 muscles. En superposant à la courbe A les courbes B (population 2) et C (population 1), nous constatons que le maximum de C correspond au premier maximum de A et celui de B au deuxième de A. D'après les courbes B et C, les populations 1 et 2, dont les moyennes sont respectivement 29,6 et 35,7, appartiennent à la même espèce, car la différence de l'intervalle de confiance n'est pas significative, la moyenne de chaque courbe recoupe l'autre courbe (fig. 28). En conclusion, nous pouvons émettre l'hypothèse que le nombre de muscles longitudinaux peut être fonction de certains facteurs écologiques.

2. **Phoronis hippocrepia**

Nous avons étudié *Ph. hippocrepia* sous forme perforante à Arcachon et dans le Gullmar Fiord, sous forme perforante et encroûtante à Marseille, et sous forme encroûtante dans l'étang de Berre.

	Nombre d'individus	Formules moyennes		Formules générales
Arcachon.......	58	$\frac{10,7 \mid 11,1}{4,9 \mid 5,1} = 31,8$	$\frac{11 \mid 11}{5 \mid 5} = 32$	$\frac{7 - 14 \mid 8 - 16}{3 - 7 \mid 3 - 10}$ [25 — 43]
Gullmar Fiord ...	27	$\frac{11 \mid 11,1}{4,8 \mid 4,7} = 31,6$	$\frac{11 \mid 11}{5 \mid 5} = 32$	$\frac{8 - 15 \mid 9 - 14}{4 - 7 \mid 4 - 6}$ [26 — 39]
Marseille........	39	$\frac{10,7 \mid 10,6}{4,8 \mid 4,4} = 30,5$	$\frac{11 \mid 11}{5 \mid 4} = 31$	$\frac{9 - 14 \mid 9 - 16}{3 - 6 \mid 4 - 7}$ [27 — 37]
Étang de Berre..	32	$\frac{10,1 \mid 11,1}{4,8 \mid 4,8} = 30,8$	$\frac{10 \mid 11}{5 \mid 5} = 31$	$\frac{8 - 12 \mid 7 - 16}{3 - 7 \mid 4 - 7}$ [24 — 37]

Les moyennes des nombres totaux de muscles longitudinaux sont semblables dans les quatre localités, ainsi que les formules générales. A Arcachon et dans le Gullmar Fiord, les individus sont adultes avec des embryons dans le lophophore, tandis que dans l'étang de Berre et à Marseille les exemplaires sont jeunes ou en cours de maturation des gonades ; cela explique la différence d'un muscle des moyennes. Sur la figure 29, le profil des courbes est irrégulier, même si l'échantillonnage est élevé comme à Arcachon. En conclusion, le nombre de muscles longitudinaux est semblable dans les diverses localités, que la forme de *Ph. hippocrepia* soit perforante ou encroûtante.

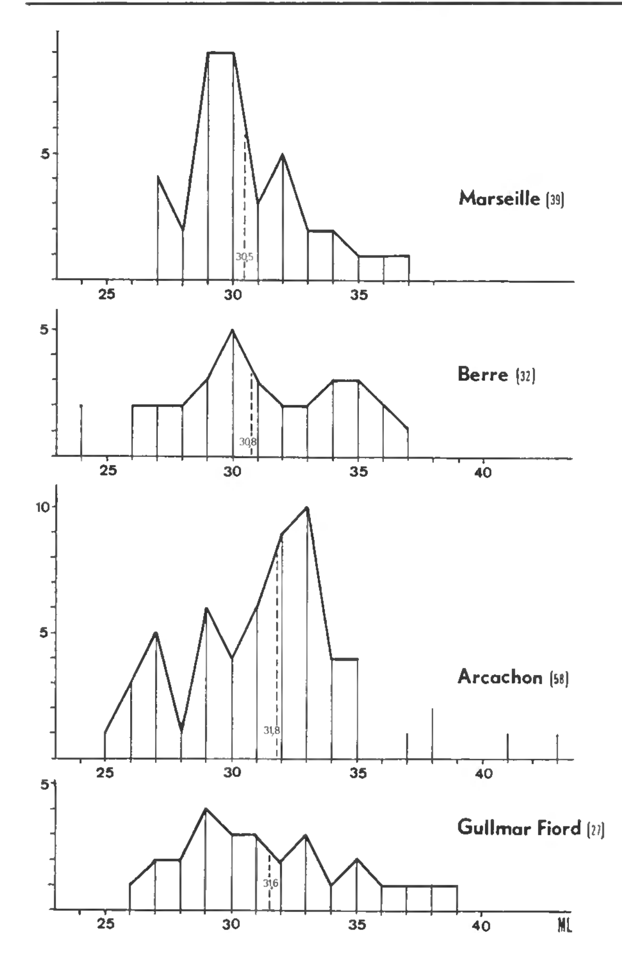


Fig. 29. — Courbes des variations des nombres totaux des muscles longitudinaux (ML) chez *Phoronis hippocrepia*, dans quatre localités. La moyenne de chaque courbe est indiquée en trait pointillé. Le chiffre entre parenthèses, après le nom de la localité, indique le nombre d'exemplaires étudiés.

3. Phoronis australis

Nous avons étudié cette espèce dans trois localités : embouchure de la Somone (Sénégal), Nosy-Bé et Tuléar (Madagascar).

	Nombre d'individus	Formules moyennes		Formules générales
Sénégal	12	$\frac{20 \mid 17,3}{9,4 \mid 8} = 54,7$	$\frac{20 \mid 17}{10 \mid 8} = 55$	$\frac{17 - 23 \mid 14 - 20}{8 - 11 \mid 7 - 9}$ [48 — 61]
Nosy-Bé	14	$\frac{22,1 \mid 23,8}{11,1 \mid 9,2} = 66,2$	$\frac{22 \mid 24}{11 \mid 9} = 66$	$\frac{18 - 25 \mid 20 - 27}{10 - 15 \mid 7 - 11}$ [57 — 73]
Tuléar........	10	$\frac{24,1 \mid 24,6}{12,7 \mid 8,9} = 70,3$	$\frac{24 \mid 25}{13 \mid 9} = 71$	$\frac{20 - 29 \mid 23 - 27}{10 - 16 \mid 8 - 10}$ [62 — 81]

Bien qu'il s'agisse de la même espèce, nous constatons que la différence entre les moyennes de muscles est grande, mais les intervalles de variations des nombres totaux de muscles se chevauchent. D'après ces résultats, les muscles longitudinaux de *Ph. australis* varient de façon importante selon les localités géographiques.

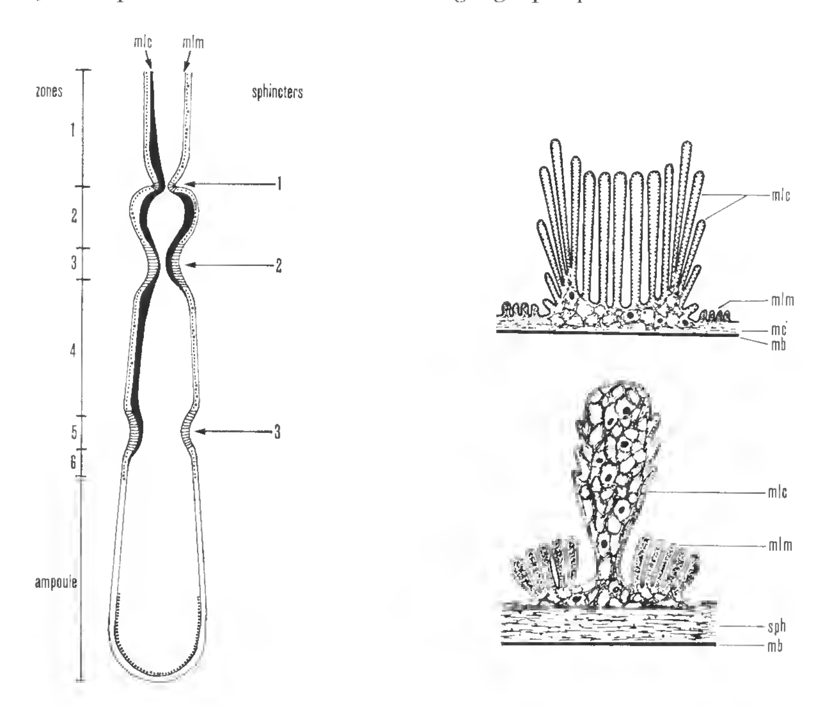


Fig. 30 (à gauche). — Diagramme de la musculature de *Phoronis pallida*. Les muscles circulaires sont en traits pointillés, les sphincters en traits horizontaux. La musculature longitudinale est marquée par des traits noirs pleins, dont l'épaisseur indique le développement dans chaque zone : à gauche, les muscles centraux (*mlc*), à droite, les muscles marginaux (*mlm*). D'après Silen (1952).

Fig. 31 (à droite). — Diagramme de sections transversales des faisceaux de muscles longitudinaux chez *Phoronis pallida*, dans la zone 4 et dans la zone 3 (d'après Silen, 1952). *mb* : membrane basale ; *mc* : muscle circulaire ; *mlc* : muscle longitudinal central ; *mlm* : muscle longitudinal marginal ; *sph* : sphincter circulaire.

En conclusion, les variations observées en fonction de la localité ne sont pas semblables chez *Phoronis psammophila*, *Ph. hippocrepia* et *Ph. australis*. Le nombre de muscles longitudinaux varie principalement en fonction du biotope pour *Ph. psammophila*. Ce nombre, chez *Ph. hippocrepia*, est semblable dans toutes les localités, que la forme soit perforante ou encroûtante, tandis que les muscles longitudinaux de *Ph. australis* varient dans des proportions importantes selon les localités géographiques.

C. Variations des muscles longitudinaux des Phoronidiens

Dans ce paragraphe, nous étudions les variations des muscles longitudinaux dans chaque espèce de Phoronidiens, en utilisant tous les résultats, ceux des différents auteurs

et eeux que nous avons obtenus personnellement, sans faire intervenir ni l'âge ni la loealité des espèces. Nous avons établi pour ehaque espèee la formule générale et la formule moyenne (tableau VII).

Certains auteurs, Cori (1939) notamment, distinguent deux types de museles longitudinaux : « bisérial » et « eoneentrique ». Comme Selys-Longchamps (1907), nous ne les utiliserons pas, car, selon le fixateur employé, le type des muscles peut ehanger de l'un à l'autre.

Tableau VII. — Formules musculaires générales et moyennes des Phoronidiens.

Espèees	Formules générales		Formules moyennes
Phoronis pallida	$\frac{5 - 6 \mid 5}{4 \mid 4}$	18 — 19	$\frac{5 \mid 5}{4 \mid 4} = 18$
Phoronis muelleri	$\frac{9 - 13 \mid 8 - 11}{3 - 5 \mid 3 - 5}$	23 — 30	$\frac{10 \mid 9}{3 \mid 3} = 25$
Phoronis ovalis	cœl. g. = 12 — 21 cœl. d. = 13 — 19	25 — 39	$\frac{16}{15} = 31$
Phoronis psammophila	$\frac{7 - 16 \mid 7 - 17}{4 - 11 \mid 4 - 9}$	25 — 46	$\frac{11 \mid 10}{6 \mid 6} = 33$
Phoronis hippocrepia	$\frac{7 - 15 \mid 7 - 16}{3 - 7 \mid 3 - 10}$	24 — 43	$\frac{11 \mid 11}{5 \mid 5} = 32$
Phoronis ijimai	$\frac{10 - 31 \mid 13 - 31}{2 - 14 \mid 3 - 10}$	37 — 69	$\frac{21 \mid 24}{6 \mid 6} = 57$
Phoronis australis	$\frac{17 - 29 \mid 14 - 27}{4 - 16 \mid 5 - 11}$	43 — 81	$\frac{22 \mid 22}{11 \mid 9} = 64$
Phoronopsis albomaculata	$\frac{20 - 32 \mid 21 - 30}{11 - 18 \mid 10 - 15}$	67 — 94	$\frac{24 \mid 24}{14 \mid 13} = 75$
Phoronopsis harmeri	$\frac{20 - 48 \mid 23 - 55}{13 - 27 \mid 13 - 26}$	79 — 138	$\frac{39 \mid 39}{21 \mid 19} = 118$
Phoronopsis californica	$\frac{53 - 71 \mid 56 - 74}{35 - 47 \mid 29 - 38}$	180 — 227	$\frac{61 \mid 63}{43 \mid 34} = 201$

Pour *Ph. ovalis*, l'absence des mésentères latéraux ne permet pas d'établir de formules musculaires (cœl.g. = cœlome gauehe ; eœl.d. = eœlome droit).

1. **Phoronis pallida**

Elle est earactérisée par une museulature eireulaire et longitudinale partieulière : les museles eireulaires, formant trois sphincters, divisent le métasome en plusieurs régions (fig. 30), tandis que la museulature longitudinale se différeneie en six zones (Silen, 1952). Le développement des museles longitudinaux eentraux et marginaux, les uns par rapport

aux autres, est plus ou moins important selon ces zones (fig. 31). Contrairement à ce que l'on observe chez les autres espèces, les nombres de muscles longitudinaux sont constants, selon la formule $\frac{5 \mid 5}{4 \mid 4} = 18$ (pl. VII, fig. 1, 2).

2. **Phoronis muelleri**

L'absence du mésentère latéral dans la région musculaire du corps (pl. VII, fig. 5), chez *Ph. muelleri*, est indiquée par un trait pointillé sur les formules. L'intervalle de variation des muscles est faible, de 23 à 30. Sur la figure 32, la courbe indique un maximum à 25 muscles, correspondant à la formule moyenne $\frac{10 \mid 9}{3 \mid 3} = 25$, qui est également la formule la plus fréquente. Les autres formules courantes sont : $\frac{9 \mid 9}{3 \mid 3} = 24$; $\frac{10 \mid 10}{3 \mid 3} = 26$ (Emig, 1970). Les variations des muscles longitudinaux sont semblables dans toutes les localités. Dans le Gullmar Fiord et l'île d'Oléron, les cœlomes anaux ont le plus couramment 3 muscles (pl. VII, fig. 5), tandis que dans la baie d'Ambaro (Madagascar) ces cœlomes possèdent le plus fréquemment de 4 à 5 muscles (Emig, 1970).

3. **Phoronis ovalis**

L'absence des deux mésentères latéraux (pl. VII, fig. 3, 4) ne permet pas d'établir des formules musculaires ; nous n'indiquerons donc que les nombres de muscles dans les cœlomes gauche et droit. La moyenne des muscles est de 30,5 et le maximum de la courbe (fig. 33) est de 30 muscles. Les nombres de muscles les plus fréquents sont :

cœlome gauche...........	14	15	15	16	16
cœlome droit.............	14	14	15	15	16
total...............	28	29	30	31	32

En général, le nombre de muscles, mis en évidence par la formule moyenne, est légèrement plus élevé dans le cœlome gauche que dans le cœlome droit (Emig, 1969*c*).

4. **Phoronis psammophila**

Comme nous l'avons montré précédemment, *Ph. psammophila* peut se subdiviser en deux populations (fig. 28). Les formules les plus courantes chez cette espèce sont :

$\frac{9 \mid 9}{5 \mid 4} = 27$; $\frac{9 \mid 9}{5 \mid 5} = 28$; $\frac{10 \mid 9}{5 \mid 5} = 29$; $\frac{10 \mid 9}{5 \mid 5} = 30$; $\frac{10 \mid 10}{6 \mid 5} = 31$; $\frac{11 \mid 10}{6 \mid 5} = 32$;
$\frac{11 \mid 10}{6 \mid 6} = 33$; $\frac{12 \mid 11}{6 \mid 5} = 34$; $\frac{12 \mid 11}{6 \mid 6} = 35$; $\frac{13 \mid 11}{6 \mid 6} = 36$; $\frac{12 \mid 12}{7 \mid 6} = 37$; $\frac{13 \mid 11}{7 \mid 7} = 38$.

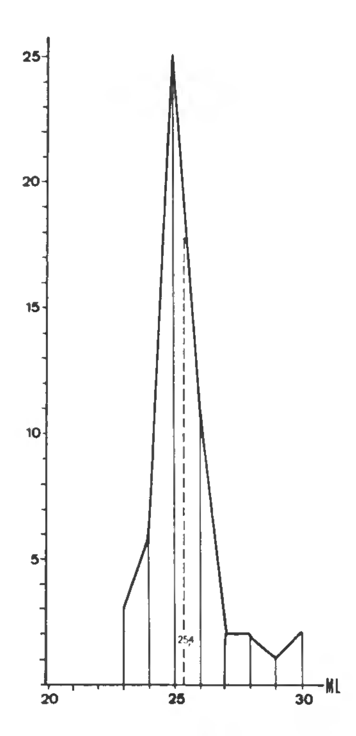


FIG. 32. — Courbe des variations des muscles longitudinaux (ML) de *Phoronis muelleri* (moyenne en trait pointillé).

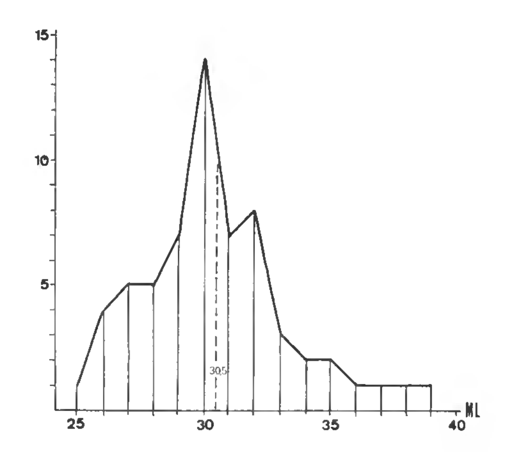


FIG. 33. — Courbe des variations des muscles longitudinaux (ML) de *Phoronis ovalis* (moyenne en trait pointillé).

5. **Phoronis architecta**

La distinetion entre *Ph. psammophila* et *Ph. architecta* a été faite jusqu'à présent sur le nombre de museles longitudinaux. Ainsi, MARSDEN (1959) a déeouvert dans le même biotope ees deux espèees et il les a séparées « on the basis of the number of longitudinal bundles » : les formules générales sont respeetivement $\frac{9 \mid 9}{4 - 5 \mid 4 - 5}$ pour la première et $\frac{15 - 16 \mid 15 - 17}{6 - 9 \mid 6 - 9}$ pour la seeonde ; mais l'une et l'autre sont dans les limites de la formule générale de *Ph. psammophila* (tableau VII). L'intervalle des museles de *Ph. architecta* est de 29 à 43. J'ai pu réeemment étudier 36 individus de eette espèee, provenant de Alligator Harbor (Floride) et de l' United States National Museum (pl. VIII, fig. 7) ; leur formule générale est :

$$\frac{11 - 15 \mid 11 - 17}{5 - 8 \mid 5 - 9} \ [34 - 44].$$

Les formules les plus courantes sont :

$$\frac{11 \mid 11}{6 \mid 6} = 34 ; \quad \frac{12 \mid 12}{6 \mid 6} = 36 ; \quad \frac{13 \mid 12}{6 \mid 6} = 37 ; \quad \frac{12 \mid 13}{7 \mid 6} = 38 ; \quad \frac{14 \mid 12}{6 \mid 7} = 39 ;$$

$$\frac{13 \mid 13}{7 \mid 7} = 40 ; \quad \frac{14 \mid 12}{8 \mid 7} = 41 ; \quad \frac{14 \mid 14}{7 \mid 7} = 42 ; \quad \frac{13 \mid 14}{7 \mid 9} = 43 ; \quad \frac{14 \mid 15}{8 \mid 7} = 44 ;$$

et la formule moyenne :

$$\frac{13 \mid 13}{7 \mid 7} = 40.$$

En comparant les formules de *Ph. architecta* et de *Ph. psammophila*, il ne nous est pas possible de les distinguer par ce critère, comme nous l'avons déjà démontré (Emig, 1969*a*). Bien que la formule moyenne soit la plus élevée, nous avons montré que celle-ci peut varier en fonction de la localité (tableau VI).

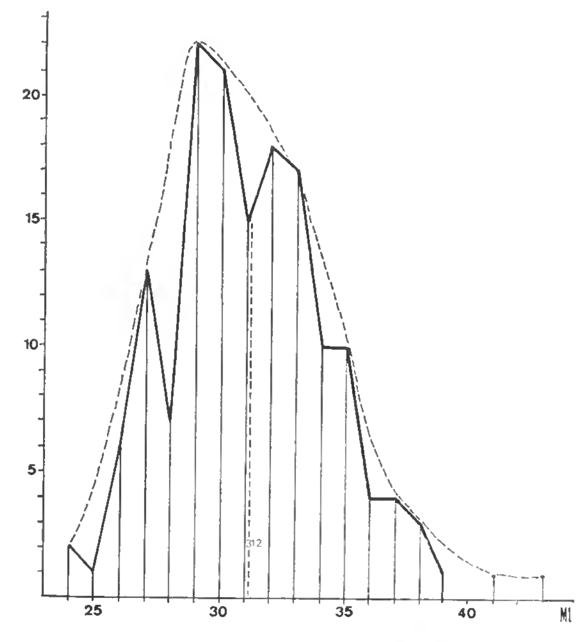


Fig. 34. — Courbe des variations des muscles longitudinaux (ML) de *Phoronis hippocrepia* (moyenne en trait pointillé). Cette courbe a été dressée avec les résultats des courbes de la figure 29.

6. Phoronis hippocrepia

La courbe (fig. 34), dressée avec toutes les formules connues de *Ph. hippocrepia*, a un maximum à 29 muscles, tandis que la moyenne est de 31. Les variations de muscles sont semblables dans toutes les localités. En consultant le tableau VII, nous voyons que les formules de *Ph. hippocrepia* et de *Ph. psammophila* sont très proches, mais l'aspect des muscles n'est généralement pas le même (pl. VII, fig. 6, 7 ; pl. VIII, fig. 7). Sur la figure 28,

nous avons superposé à titre de comparaison les courbes de *Ph. hippocrepia* (courbe D) et de *Ph. psammophila.*

Les formules les plus courantes de *Ph. hippocrepia* sont :

$$\frac{9 \mid 9}{4 \mid 4} = 26 ; \quad \frac{9 \mid 10}{4 \mid 4} = 27 ; \quad \frac{9 \mid 9}{4 \mid 5} = 27 ; \quad \frac{10 \mid 11}{4 \mid 4} = 29 ; \quad \frac{10 \mid 11}{4 \mid 5} = 30 ; \quad \frac{10 \mid 11}{5 \mid 5} = 31 ;$$
$$\frac{11 \mid 10}{6 \mid 5} = 32 ; \quad \frac{11 \mid 11}{6 \mid 5} = 33 ; \quad \frac{12 \mid 11}{6 \mid 5} = 34 ; \quad \frac{13 \mid 11}{6 \mid 5} = 35.$$

Chez *Phoronis capensis*, Gilchrist (1907) indique une formule : $\frac{12 \mid 12}{4 \mid 4} = 32$, précisant qu'il existe d'autres combinaisons. Selys-Longchamps (1903) cite également une formule de *Phoronis gracilis* : $\frac{12 \mid 10}{6 \mid 6} = 34$.

7. **Phoronis ijimai**

D'après Pixell (1912) et Zimmer (1964), *Ph. ijimai* diffère de *Ph. hippocrepia* par un nombre plus élevé de muscles longitudinaux ; Marsden (1959), par contre, réunit ces deux espèces dans un complexe dont l'intervalle de muscles varie de 31 à 68 (!). En accord avec les deux premiers auteurs, nous indiquons quelques formules musculaires (Emig, 1971) à titre d'exemple :

$$\frac{17 \mid 16}{4 \mid 5} = 42 ; \quad \frac{17 \mid 18}{5 \mid 7} = 47 ; \quad \frac{19 \mid 19}{5 \mid 6} = 49 ; \quad \frac{19 \mid 20}{6 \mid 6} = 51 ; \quad \frac{18 \mid 26}{4 \mid 4} = 52 ; \quad \frac{26 \mid 21}{3 \mid 6} = 56 ;$$
$$\frac{23 \mid 25}{5 \mid 5} = 58 ; \quad \frac{22 \mid 25}{8 \mid 5} = 60 ; \quad \frac{21 \mid 27}{8 \mid 6} = 62 ; \quad \frac{31 \mid 26}{3 \mid 5} = 65 ; \quad \frac{25 \mid 27}{8 \mid 7} = 67 ; \quad \frac{27 \mid 28}{7 \mid 7} = 69.$$

8. **Phoronis australis**

Nous ne possédions que deux formules musculaires de *Ph. australis* ; la première a été établie sur la figure 18 de Benham (1889) : $\frac{17 \mid 17}{4 \mid 5} = 43$, et la seconde est donnée par Cori (1939) : $\frac{20 \mid 17}{4 \mid 6} = 47$. La découverte de *Ph. australis* sur le littoral sénégalais (Emig et Marche-Marchad, 1969) nous a permis de mieux connaître la musculature longitudinale. De nouvelles formules musculaires ont été établies sur des exemplaires récoltés à Madagascar (Nosy-Bé et Tuléar) :

Nosy-Bé :

$$\frac{18 \mid 22}{10 \mid 7} = 57 ; \quad \frac{20 \mid 20}{10 \mid 9} = 59 ; \quad \frac{19 \mid 21}{10 \mid 9} = 59 ; \quad \frac{20 \mid 21}{10 \mid 9} = 60 ; \quad \frac{20 \mid 24}{11 \mid 8} = 63 ; \quad \frac{23 \mid 24}{11 \mid 9} = 67 ;$$
$$\frac{23 \mid 25}{10 \mid 9} = 67 ; \quad \frac{24 \mid 22}{12 \mid 10} = 68 ; \quad \frac{21 \mid 25}{12 \mid 11} = 69 ; \quad \frac{25 \mid 23}{11 \mid 10} = 69 ; \quad \frac{25 \mid 26}{11 \mid 9} = 71 ; \quad \frac{24 \mid 27}{11 \mid 10} = 72 ;$$
$$\frac{25 \mid 27}{11 \mid 10} = 73 ; \quad \frac{23 \mid 26}{15 \mid 9} = 73.$$

Tuléar :

$$\frac{20 \mid 23}{10 \mid 9} = 62 \,;\ \frac{20 \mid 23}{13 \mid 8} = 64 \,;\ \frac{22 \mid 23}{10 \mid 9} = 64 \,;\ \frac{22 \mid 23}{12 \mid 8} = 65 \,;\ \frac{24 \mid 24}{10 \mid 9} = 67 \,;\ \frac{25 \mid 25}{12 \mid 9} = 71 \,;$$

$$\frac{25 \mid 25}{14 \mid 9} = 73 \,;\ \frac{26 \mid 27}{15 \mid 9} = 77 \,;\ \frac{28 \mid 27}{15 \mid 9} = 79 \,;\ \frac{29 \mid 26}{16 \mid 10} = 81.$$

Comme nous l'avons décrit dans un paragraphe précédent, le nombre de muscles longitudinaux varie beaucoup selon les localités (Sénégal : 48-61 ; Nosy-Bé : 57-73 ; Tuléar : 62-81). Avec la formule de BENHAM (1889) l'intervalle de variation est de 43 à 81 muscles.

Le nombre de muscles augmente généralement depuis la région antérieure du corps vers l'ampoule, par exemple :

$$\frac{22 \mid 25}{10 \mid 8} \longrightarrow \frac{23 \mid 25}{13 \mid 9} \longrightarrow \frac{23 \mid 26}{15 \mid 9}$$

De *Phoronis buskii*, nous ne pouvons citer que la formule établie d'après la figure 4 de Mc INTOSH (1888) : $\frac{27 \mid 35}{10 \mid 6} = 78$. Grâce aux nouvelles formules de *Ph. australis* décrites ci-dessus, on peut conclure que ces deux espèces sont proches, si l'on compare leurs formules musculaires.

9. **Phoronopsis albomaculata**

GILCHRIST (1907) ne mentionne qu'une seule formule : $\frac{32 \mid 30}{18 \mid 14} = 94$. D'autres ont été établies récemment par EMIG et THOMASSIN (1969) ; parmi celles-ci nous citerons :

$$\frac{21 \mid 21}{13 \mid 12} = 67 \,;\ \frac{20 \mid 24}{14 \mid 10} = 68 \,;\ \frac{22 \mid 22}{13 \mid 12} = 69 \,;\ \frac{22 \mid 24}{13 \mid 11} = 70 \,;\ \frac{23 \mid 21}{14 \mid 13} = 71 \,;\ \frac{21 \mid 22}{15 \mid 15} = 73 \,;$$

$$\frac{24 \mid 22}{15 \mid 14} = 75 \,;\ \frac{25 \mid 24}{15 \mid 13} = 77 \,;\ \frac{27 \mid 26}{15 \mid 12} = 80 \,;\ \frac{30 \mid 24}{14 \mid 14} = 82.$$

Le nombre de muscles longitudinaux augmente en descendant vers l'ampoule, nous avons relevé chez un individu l'augmentation suivante : $\frac{22 \mid 23}{14 \mid 11} \rightarrow \frac{23 \mid 25}{15 \mid 12} \rightarrow \frac{26 \mid 25}{15 \mid 13}$ (EMIG et THOMASSIN, 1969).

10. **Phoronopsis harmeri**

La formule générale de cette espèce, ainsi que l'intervalle de variation du nombre total de muscles, ont été établis grâce aux résultats publiés par MARSDEN (1959), ZIMMER (1964), MAMKAEV (1962) et EMIG (1967*b*). Nos résultats de 1967 ont été complétés par l'étude de nouveaux exemplaires. PIXELL (1912) et HILTON (1930) ne mentionnent chacun qu'une seule formule. La moyenne fournie par MARSDEN (1959), dans huit populations différentes, est de 113 muscles longitudinaux ; celle figurant dans le tableau VII a été calculée d'après nos résultats augmentés de ceux de ZIMMER (1964) : $118 = \frac{39 \mid 39}{21 \mid 19}$. A titre

d'exemple, nous citons quelques formules de *Php. harmeri* :

$$\frac{30 \mid 27}{16 \mid 14} = 87 ; \frac{33 \mid 30}{16 \mid 15} = 94 ; \frac{33 \mid 38}{18 \mid 15} = 104 ; \frac{37 \mid 34}{21 \mid 18} = 110 ; \frac{37 \mid 40}{20 \mid 20} = 117 ; \frac{44 \mid 45}{18 \mid 16} = 123 ;$$
$$\frac{42 \mid 41}{23 \mid 20} = 126 ; \frac{44 \mid 42}{24 \mid 22} = 132 ; \frac{45 \mid 45}{24 \mid 22} = 136.$$

D'après des résultats non publiés de Pixell, Selys-Longchamps (1907) indique que les muscles de *Phoronis pacifica* répondent à la formule générale $\frac{25 - 27 \mid 30}{19 \mid 15}$, qui se trouve dans les limites de la formule générale de *Phoronopsis harmeri* (tableau VII) et semble confirmer la synonymie avec cette dernière espèce.

Chez *Php. harmeri*, le nombre de muscles longitudinaux croît en allant du lophophore vers l'ampoule.

11. Phoronopsis californica

Le nombre de muscles longitudinaux est très élevé chez cette espèce (pl. VII, fig. 11). Hilton (1930) n'a donné qu'une seule formule : $\frac{55 \mid 56}{35 \mid 35} = 181$. Nous citerons les formules établies récemment chez *Php. californica* par Emig et Plante (1969) :

$$\frac{59 \mid 56}{36 \mid 29} = 180 ; \frac{53 \mid 63}{40 \mid 35} = 191 ; \frac{57 \mid 59}{44 \mid 35} = 195 ; \frac{61 \mid 60}{43 \mid 35} = 199 ; \frac{63 \mid 64}{43 \mid 32} = 202 ;$$
$$\frac{67 \mid 68}{47 \mid 38} = 220 ; \frac{71 \mid 74}{47 \mid 35} = 227.$$

Le nombre de muscles s'accroît vers l'ampoule.

D. Développement des muscles longitudinaux

En consultant le tableau VII et la figure 35, nous constatons que les formules musculaires et l'intervalle de variation des nombres totaux de muscles se chevauchent d'une espèce à l'autre. Il est donc nécessaire de faire intervenir un autre critère pour ces muscles afin de pouvoir distinguer deux espèces.

Ce cas ne se pose pas chez *Phoronis pallida*, *Ph. ovalis*, *Ph. muelleri* et *Phoronopsis californica*. La première espèce est caractérisée par une musculature longitudinale et circulaire particulière (fig. 30, 31 ; pl. VII, fig. 1, 2). *Phoronis muelleri* possède des formules caractéristiques et se distingue par l'absence du mésentère latéral gauche (pl. VII, fig. 5). On ne peut établir de formules musculaires chez *Ph. ovalis* à cause de l'absence des deux mésentères latéraux (pl. VII, fig. 3, 4). Le nombre élevé de muscles longitudinaux chez *Phoronopsis californica* ne recoupe ceux d'aucune autre espèce (fig. 35 ; pl. VII, fig. 11).

Pour les autres espèces, nous faisons intervenir le développement des muscles longitudinaux. Les faisceaux musculaires d'aspect penniforme sont plus développés du côté gauche chez *Phoronis psammophila* (Emig, 1966) et *Phoronopsis albomaculata* (pl. VII,

fig. 6, 9). *Phoronis hippocrepia*, *Ph. ijimai* et *Ph. australis* possèdent des faisceaux d'un aspect particulier, également développés dans tous les cœlomes, parfois légèrement plus du côté oral (pl. VII, fig. 7, 8 ; pl. VIII, fig. 6). Chez *Phoronopsis harmeri*, les faisceaux d'aspect penniforme sont légèrement plus développés dans les cœlomes oraux (pl. VII, fig. 10). Il est donc possible, dans une certaine mesure, de ne pas confondre les musculatures de *Phoronis psammophila* et de *Ph. hippocrepia*, celles de *Ph. ijimai* et *Ph. australis* avec *Phoronopsis albomaculata*, enfin celle de cette dernière avec *Php. harmeri*. Par contre, les musculatures de *Phoronis ijimai* et de *Ph. australis* (pl. VIII, fig. 6 ; pl. VII, fig. 8) d'une part et de *Ph. psammophila* et *Ph. architecta* (pl. VII, fig. 6 ; pl. VIII, fig. 7) d'autre part, sont semblables.

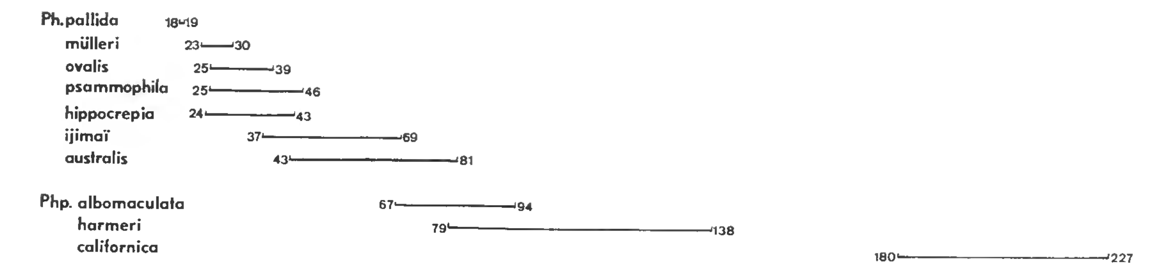


Fig. 35. — Intervalles des nombres totaux de muscles longitudinaux chez les différentes espèces de Phoronidiens.

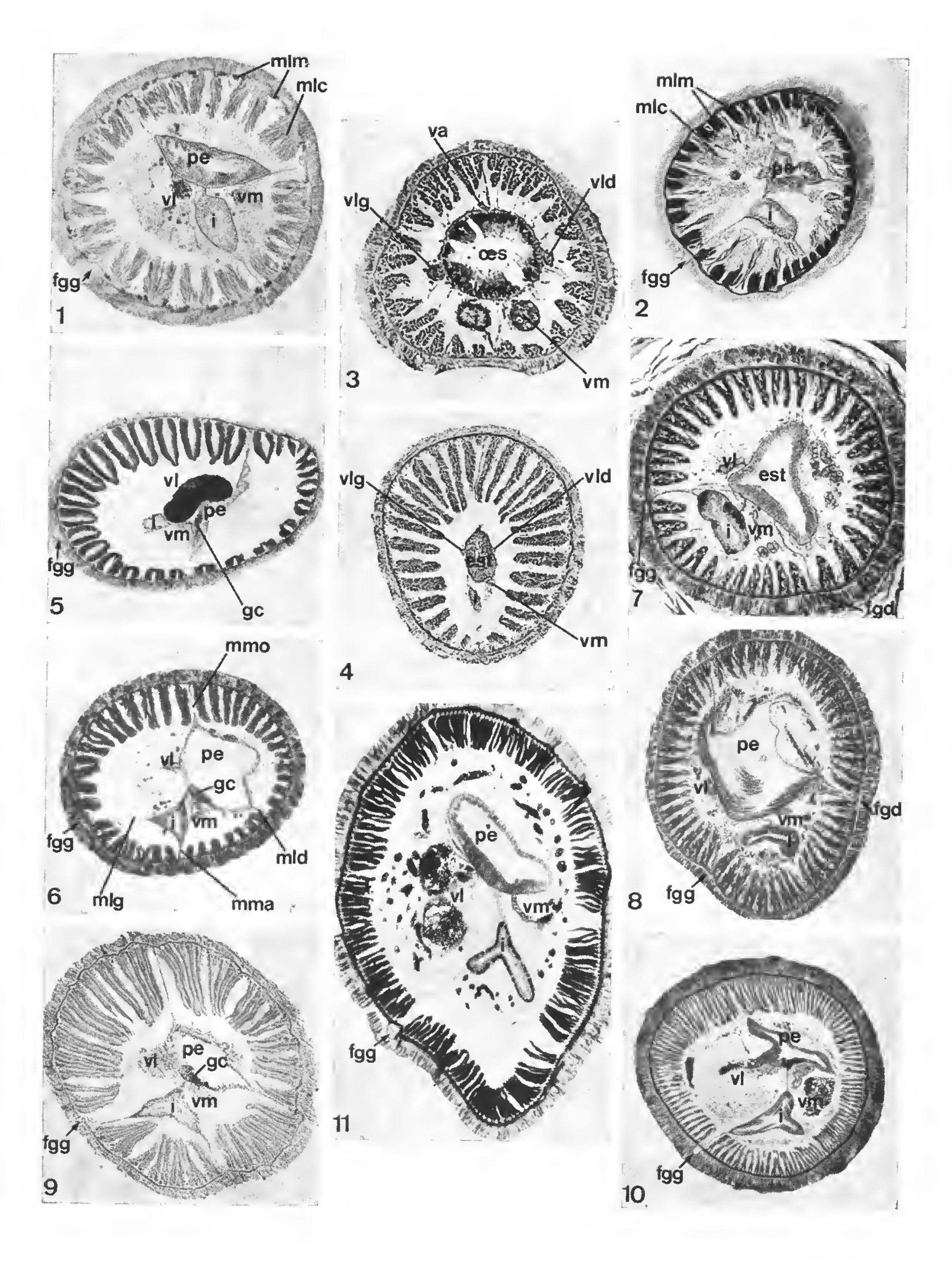
E. Conclusion

Les variations des muscles longitudinaux en fonction de l'âge, du biotope, de la localisation géographique, ainsi que les variations d'un individu à l'autre dans une même espèce conduisent à des intervalles des nombres de muscles plus ou moins grands selon les espèces et dont les formules générales sont les reflets.

PLANCHE VII. — Coupes transversales dans la région musculaire du corps.

Fig. 1 : *Phoronis pallida*. Coupe dans la zone 4 (1 mm = 10 μ). — Fig. 2 : *Phoronis pallida*. Coupe dans la zone 3 ; la formule musculaire est $19 = \frac{6 \mid 5}{4 \mid 4}$ (1 mm = 13 μ). — Fig. 3 : *Phoronis ovalis*. Coupe au niveau de l'œsophage. Le vaisseau sanguin accessoire (*va*) est situé près du mésentère médian oral. Les mésentères latéraux sont absents (1 mm = 5,7 μ). — Fig. 4 : *Phoronis ovalis*. Coupe au niveau de l'estomac. Les mésentères latéraux sont absents ; on observe la présence de deux vaisseaux sanguins latéraux (1 mm = 6,8 μ). — Fig. 5 : *Phoronis muelleri*. Absence du mésentère latéral gauche (1 mm = 17 μ). — Fig. 6 : *Phoronis psammophila* (1 mm = 19 μ). — Fig. 7 : *Phoronis hippocrepia* (1 mm = 14 μ). — Fig. 8 : *Phoronis australis* (1 mm = 39 μ). — Fig. 9 : *Phoronopsis albomaculata* (1 mm = 10 μ). — Fig. 10 : *Phoronopsis harmeri* (1 mm = 33 μ). — Fig. 11 : *Phoronopsis californica* (1 mm = 26 μ).

est : estomac ; *fgd* : fibre géante droite ; *fgg* : fibre géante gauche ; *gc* : gouttière ciliée ; *i* : intestin ; *mlc* : muscle longitudinal central ; *mld* : mésentère latéral droit ; *mlg* : mésentère latéral gauche ; *mlm* : muscle longitudinal marginal ; *mma* : mésentère médian anal ; *mmo* : mésentère latéral oral ; *œs* : œsophage ; *pe* : préestomac ; *va* : vaisseau accessoire ; *vl* : vaisseau latéral ; *vld* : vaisseau latéral droit ; *vlg* : vaisseau latéral gauche ; *vm* : vaisseau médian.


mlm
mlc
pe
vl
vm
i
fgg
1
va
vlg
vld
œs
vm
3
mlm
mlc
pe
i
fgg
2
vl
pe
vm
fgg
gc
5
vlg
vld
est
vm
4
vl
est
i
vm
fgg
7
fgd
mmo
vl
pe
gc
i
vm
fgg
mld
mlg
mma
6
pe
vl
vm
fgg
11
pe
vl
vm
i
fgd
fgg
8
pe
vl
gc
i
vm
fgg
9
pe
vl
vm
i
fgg
10

Le profil des courbes de muscles longitudinaux (fig. 27, 28, 32, 33, 34) est généralement irrégulier, en pente forte pour les faibles valeurs et décroissant plus lentement pour les valeurs plus fortes. La construction d'une courbe demande un échantillonnage élevé, ce qui ne nous a pas permis d'en dresser pour chaque espèce.

Les muscles longitudinaux caractérisent généralement bien les différentes espèces, mais, comme caractère taxonomique, ils doivent être utilisés avec prudence et ne font généralement que confirmer la détermination d'une espèce.

IX. Gonades

Du fait de leur apparition saisonnière, il arrive fréquemment que les individus à déterminer soient immatures ; les gonades ne peuvent donc être prises en considération pour tous les exemplaires.

Zimmer (1964) a résumé dans un tableau les principaux caractères des gonades et des glandes sexuelles annexes (organes lophophoriens et glandes nidamentaires). Nous reproduisons ce tableau, en le modifiant d'après nos observations (tableau VIII).

1. *Phoronis ovalis* est dépourvue d'organes lophophoriens. Seule, Forneris (1959) a observé la présence d'un seul organe, petit et médian ; si cela est exact, *Ph. ovalis* se classerait dans le type 3. De nombreux auteurs mentionnent que cette espèce est dioïque, tandis que Silen (1952) indique qu'elle est hermaphrodite. La larve de *Ph. ovalis* est déposée dans le tube de l'adulte et sa vie pélagique est très courte, environ quatre jours (Silen, 1954*a*).

Ph. ovalis se reproduit également par fission transverse (Harmer, 1917 ; Brattström, 1943 ; Forneris, 1959), la séparation se faisant généralement dans la région non musculaire (fig. 36), et par bourgeonnement (fig. 36), le plus fréquemment dans la région non musculaire (Marcus, 1949 ; Forneris, 1959). Silen (1955) a également observé que le lophophore autotomisé peut régénérer un nouvel individu.

2. *Phoronis hippocrepia* et *Phoronis ijimai* sont hermaphrodites et maintiennent leurs embryons dans le lophophore, en deux masses (fig. 12 ; pl. I, fig. 2, 3), jusqu'au stade à quatre tentacules. Les glandes nidamentaires, du type 2a, par lesquelles sont attachés

PLANCHE VIII

Fig. 1-4. — Néphridies du groupe 3 : *Phoronis ijimai.*

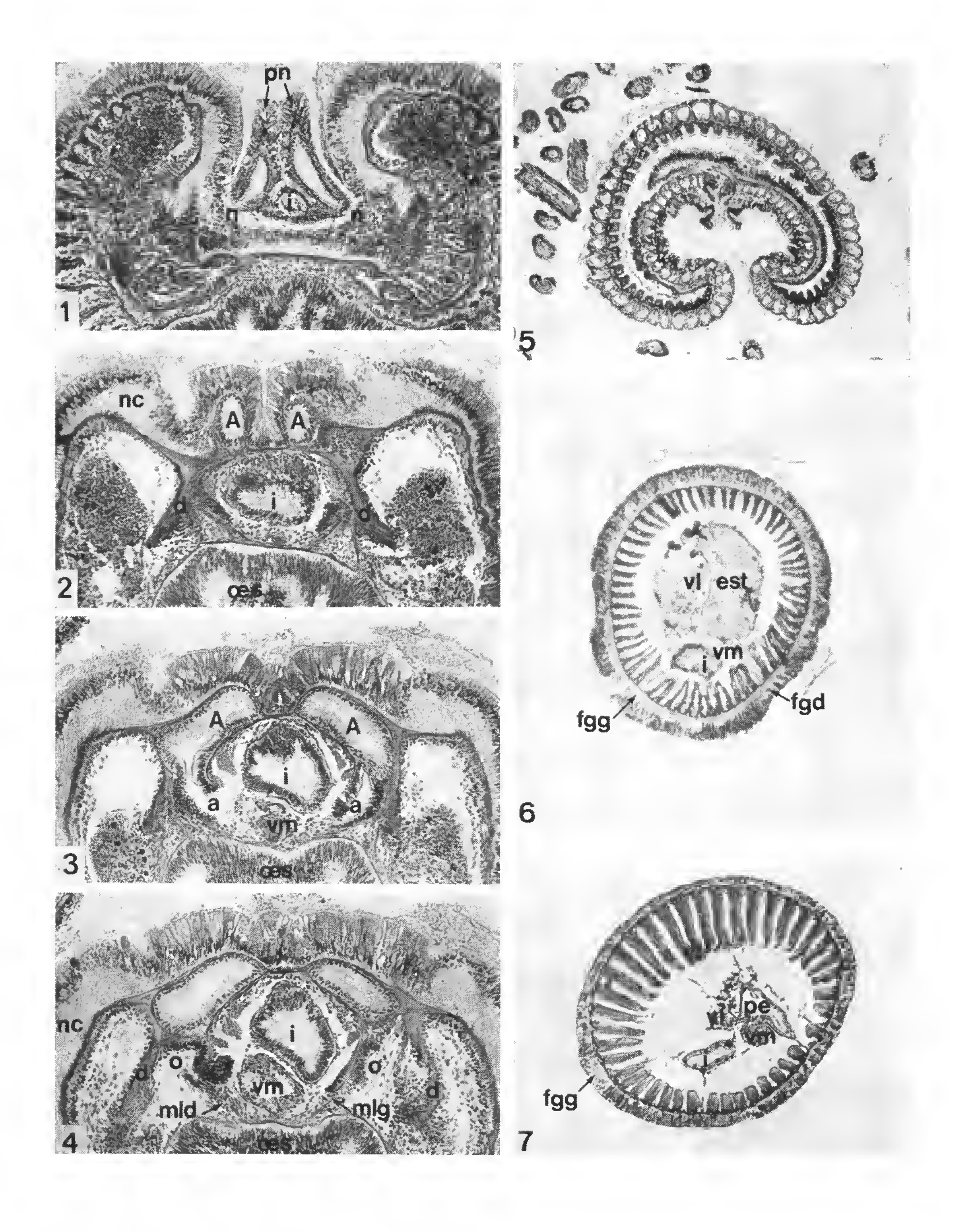
1. Coupe transversale des papilles néphridiales au niveau des néphridiopores (× 120 pour les figures 1 à 4). — 2. Coupe de la branche ascendante. — 3. Coupe au niveau des entonnoirs anaux. — 4. Coupe au niveau des entonnoirs oraux, avec les prolongements des entonnoirs anaux. L'épaisseur du nerf circulaire est plus importante que chez *Phoronis hippocrepia.*

Fig. 5. — Lophophore, coupe transversale (× 42) : *Phoronis ijimai.*

Fig. 6-7. — Coupes transversales dans la région musculaire du corps.

6. *Phoronis ijimai* (1 mm = 55 µ). — 7. *Phoronis architecta ;* à comparer avec la figure 6, pl. VII, (1 mm = 26 µ).

A : branche ascendante ; *a* : entonnoir anal ; *d* : diaphragme ; *est* : estomac ; *fgd* : fibre géante droite ; *fgg* : fibre géante gauche ; *i* : intestin ; *mld* : mésentère latéral droit ; *mlg* : mésentère latéral gauche ; *n* : néphridiopore ; *nc* : nerf circulaire ; *o* : entonnoir oral ; *œs* : œsophage ; *pe* : préestomac ; *pn* : papille néphridiale ; *vl* : vaisseau latéral ; *vm* : vaisseau médian.



1
pn
i
n
n
2
nc
A
A
i
o
o
œs
3
A
A
i
a
a
vm
œs
4
nc
i
o
o
o
d
vm
mld
mlg
œs
5
6
vl
est
vm
i
fgg
fgd
7
vl
pe
vm
i
fgg

les embryons, sont situées à la base du lophophore dans la concavité lophophorale et sur la face interne des tentacules (fig. 12 ; pl. III, fig. 5). La larve de *Ph. hippocrepia* est *Actinotrocha hippocrepia*, décrite par SILEN (1954*a*) ; celle de *Ph. ijimai* est actuellement *Actinotrocha vancouverensis* (ZIMMER, 1964). La reproduction asexuée par fission transverse a été observée par MARSDEN (1957) chez *Ph. ijimai* (*Ph. vancouverensis*) et par SELYS-LONGCHAMPS (1907) chez *Ph. hippocrepia*.

TABLEAU VIII. — Principaux caractères des gonades et des glandes sexuelles annexes (d'après ZIMMER, 1964, modifié).

	Type	Sexes	Glande nidamentaire	Organe lophophorien
Ph. ovalis	1	♂ et ♀ ♂♀ ?	absente	absent
Ph. hippocrepia	2	♂♀	2*a*	petit
Ph. ijimai	2	♂♀	2*a*	petit
Ph. australis *Ph. buskii*	2	♂♀	2*b*	petit
Ph. psammophila	2	♂ et ♀	2*c*	large glandulaire
Ph. architecta	3	♂ et ♀	absente	large glandulaire
Ph. muelleri	3	♂ et ♀ ♂♀ ?	absente	large glandulaire
Ph. pallida	3	♂♀	absente	large glandulaire
Php. albomaculata	2?	♂ et ♀ ♂♀ ?	présente ?	large
Php. harmeri	3	♂ et ♀	absente	large membraneux
Php. californica	3	♂ et ♀ ?	?	large membraneux

3. *Phoronis australis* est hermaphrodite (pl. II, fig. 7) et retient les embryons dans la concavité lophophorienne jusqu'au stade à quatre paires de tentacules larvaires (IKEDA, 1902). Comme chez *Ph. australis*, les embryons de *Ph. buskii* sont collés sur une corde de mucus (MASTERMANN, 1900), sécrétée par les glandes nidamentaires. Ces dernières sont du type 2b ; elles sont situées à la base de la concavité lophophorienne et sont très développées à cause de la complexité du lophophore (ZIMMER, 1964). *Ph. australis* étant hermaphrodite, glandes nidamentaires et organes lophophoriens sont présents sur le même individu, comme chez *Ph. hippocrepia*. Le développement embryonnaire a été étudié par KUME (1953).

D'après les descriptions de Mc INTOSH (1888) et de MASTERMANN (1900), *Ph. buskii* possède les mêmes caractères sexuels que *Ph. australis*.

4. *Phoronis psammophila* (pl. II, fig. 8, 9) est dioïque (SELYS-LONGCHAMPS, 1907 ; MARSDEN, 1959 ; EMIG, 1969*a*). Les organes lophophoriens sont présents chez les mâles (pl. III, fig. 4) et les glandes nidamentaires, du type 2c, chez les femelles. Ces glandes

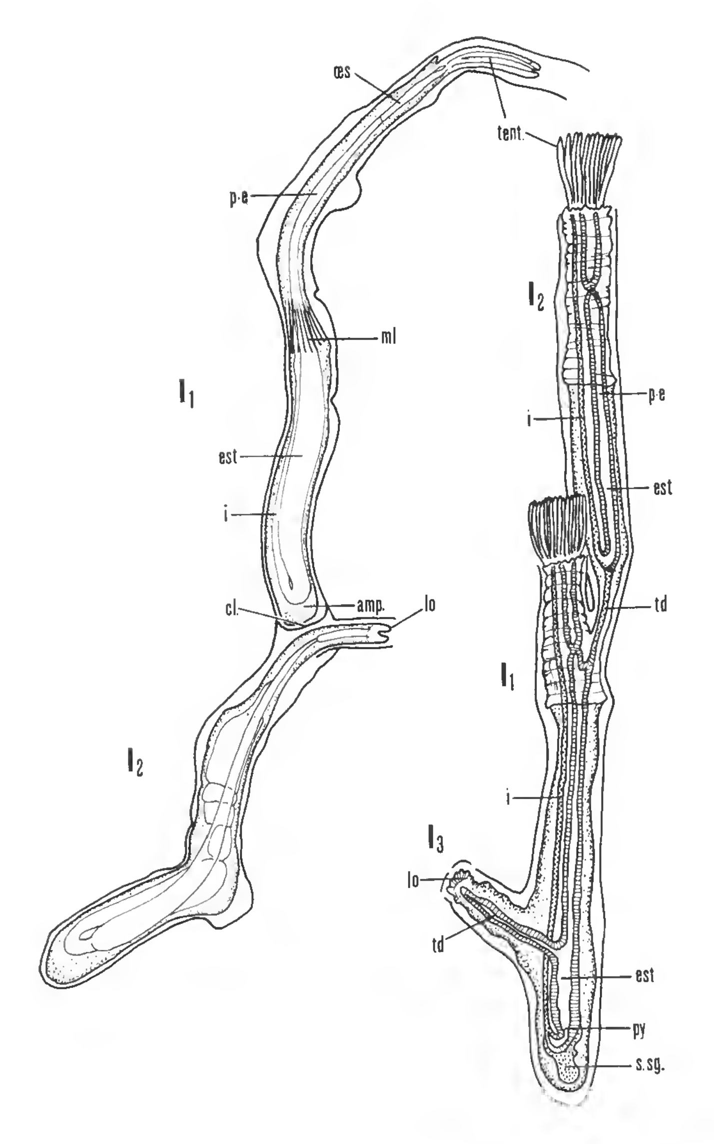


Fig. 36. — Reproduction asexuée chez *Phoronis ovalis.*

À *gauche,* reproduction par fission transversale : l'individu I_1 est issu de la partie antérieure du corps et l'individu I_2 de la partie postérieure ; une nouvelle cloison sépare les tubes des deux individus frères (d'après Harmer, 1917). À *droite,* reproduction par bourgeonnement : l'individu I_1 avec deux bourgeons I_2 et I_3 (d'après Marcus, 1949).

amp : ampoule ; *cl* : cloison nouvelle ; *est* : estomac ; *i* : intestin ; *lo* : lophophore ; *ml* : muscle longitudinal ; *œs* : œsophage ; *pe* : préestomac ; *py* : pylore ; *s.sg.* : sinus sanguin péristomacal ; *tent.* : tentacule ; *td* : tube digestif envoyé dans le bourgeon.

forment une expansion épidermique sur les tentacules internes des pointes du lophophore. Les embryons sont retenus en une seule masse dans la concavité lophophorienne.

La larve de *Ph. psammophila* est *Actinotrocha hatscheki* (Selys-Longchamps, 1907), et celle de *Ph. sabatieri* est *A. sabatieri* (Roule, 1896). Mais Silen (1954*a*) pense qu'en réalité ces deux larves sont identiques à *Actinotrocha hippocrepia* et dans ce cas la larve de *Ph. psammophila* reste à décrire.

5. *Phoronis architecta* est dioïque comme *Ph. psammophila*, mais diffère de cette dernière par l'absence de glandes nidamentaires et par l'émission des œufs directement dans l'eau de mer (Brooks et Cowles, 1905 ; confirmation par communication personnelle du Dr Zimmer). D'après les descriptions de ces deux espèces, seules ces deux observations peuvent permettre de les distinguer actuellement.

Brooks et Cowles (1905) rapportent *Actinotrocha wilsoni A* à *Ph. architecta*, mais sa métamorphose n'a pas été étudiée.

6. *Phoronis muelleri* a été décrite comme hermaphrodite par Silen (1954*a*). Selys-Longchamps (1903) n'a observé que la présence d'ovaires, tandis qu'Emig (1970) n'a découvert qu'un seul individu avec un testicule peu développé, tous les autres possédant des ovaires. Les glandes nidamentaires sont absentes, les œufs étant émis directement dans l'eau de mer (Selys-Longchamps, 1903 ; Steuer, 1933 ; Silen, 1952, 1954*a*). *Actinotrocha branchiata*, décrite d'abord comme un animal adulte par Müller (1846), a été rapportée à *Ph. muelleri* par Selys-Longchamps (1903).

7. *Phoronis pallida* est hermaphrodite (Silen, 1952 ; Marsden, 1959 ; Emig, 1969*c*). Les organes lophophoriens sont larges et glandulaires, les glandes nidamentaires absentes ; les œufs sont émis directement dans l'eau (Silen, 1954*a*). La larve de cette espèce est *Actinotrocha pallida*, décrite par Schneider (1862). La métamorphose a été étudiée par Selys-Longchamps (1907), l'adulte inconnu répondant à la formule musculaire : $18 = \frac{5 \mid 5}{4 \mid 4}$. Cet adulte a été découvert par Silen (1952), qui lui a donné le même nom d'espèce qu'à la larve.

8. *Phoronopsis albomaculata* a été étudiée récemment par Emig et Thomassin (1969) ; seuls les ovaires ont été découverts. Malheureusement, les exemplaires ont subi une trop longue fixation, et si les organes lophophoriens ont été observés, nous ne pouvons affirmer la présence simultanée de glandes nidamentaires, ce qui laisse supposer que cette espèce serait hermaphrodite. Gilchrist (1907 ; 1919) ne donne aucune description relative aux gonades, si ce n'est le dépôt des œufs sur la roche par les organes lophophoriens. Cette espèce peut se reproduire par fission transverse (Gilchrist, 1919).

9. *Phoronopsis harmeri* est dioïque, comme la décrivent tous les auteurs. D'après Zimmer (1964), les glandes nidamentaires sont absentes et les œufs émis directement dans l'eau. Cet auteur nomme *Actinotrocha A* la larve de *Php. harmeri*. Torrey (1901) a décrit *Ph. pacifica* comme dioïque ; nous ne possédons aucune indication sur les gonades de *Php. striata*.

10. *Phoronopsis californica* est probablement dioïque. Chez quelques exemplaires, nous avons observé des organes lophophoriens, comme ceux de *Php. harmeri*, et la présence

de spermatozoïdes au niveau des entonnoirs des néphridies ; nous n'avons pas remarqué de glandes nidamentaires. Les gonades n'ont pas pu être étudiées, car les animaux n'ont pas été récoltés en entier (Emig et Plante, 1969).

X. Autres caractères spécifiques

Quelques espèces possèdent en propre des caractères autres que ceux que nous venons d'étudier.

1. Phoronis ovalis

Elle est caractérisée par l'absence des mésentères latéraux dans tout le métasome (pl. VII, fig. 3, 4), par la présence du vaisseau « accessoire » et par deux vaisseaux latéraux situés de chaque côté de la branche descendante du tube digestif (fig. 11 ; pl. VII, fig. 3, 4). Au niveau de l'œsophage, le vaisseau « accessoire » (Marcus, 1949) longe le mésentère médian ventral et va se jeter dans le vaisseau latéral gauche (Emig, 1969*c*). Lonoy (1954) a découvert une valve œsophagienne, visible sur les coupes longitudinales et séparant l'œsophage du préestomac.

2. Phoronis muelleri

Elle est caractérisée par l'absence du mésentère latéral gauche dans le métasome (pl. VII, fig. 5). Ce mésentère n'est présent qu'au niveau des néphridies (pl. IV, fig. 8) ; il disparaît lors de la courbure de l'intestin (Selys-Longchamps, 1903 ; Mamkaev, 1962 ; Emig, 1970). Il débute près du diaphragme et forme, au niveau de l'entonnoir des néphridies, une ouverture permettant à ce dernier de communiquer avec les cœlomes anal et oral, comme le mésentère latéral droit (pl. IV, fig. 8).

3. Phoronis pallida

Nous ne ferons que rappeler la particularité de la musculature longitudinale et circulaire (fig. 30, 31).

E. SYSTÉMATIQUE DES PHORONIDIENS

I. Genre **Phoronis** Wright, 1856 : absence de l'invagination sous le lophophore.

1. **Phoronis ovalis** Wright, 1856

Biotope : espèce perforante ; roehes et coquilles, principalement de mollusques et gastéropodes ; de la zone intertidale à 50 m.
Longueur : jusqu'à 15 mm (diamètre de 0,25 à 0,35 mm).
Couleur : transparente, parfois brune dans le lophophore ou tout le corps.
Lophophore : en forme d'ovale.
Tentacules : 15 à 28 (longueur : 0,3 à 1,2 mm).
Néphridies : du type à un seul entonnoir ; absence de la branche deseendante ; néphridiopore sur papille anale, au niveau de l'anus.
Fibres géantes : absentes (parfois une à gauche et une à droite, diamètre 2,5 μ).
Muscles longitudinaux : [25 — 39] ; eœlome gauehe : 12 — 21.
cœlome droit : 13 — 19.
Gonades : hermaphrodite ou dioïque ; absenee des organes lophophoriens et des glandes nidamentaires.
Autres earaetères : absenee des mésentères latéraux ; présenee du vaisseau sanguin « aecessoire » au niveau de l'œsophage ; présence de deux vaisseaux sanguins latéraux gauehe et droit ; présence d'une valve œsophagienne.

Figures : 1, 4, 11, 20, 33, 35, 36. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : III (1, 10, 11, 12) ; VII (3, 4).

2. **Phoronis hippocrepia** Wright, 1856

Synonymes : *Ph. gracilis* Van Beneden, 1858 ; *Ph. kowalevskii* (Caldwell) Benham, 1889 ; *Ph. caespitosa* Cori, 1889 ; *Ph. capensis* Gilchrist, 1907.

Biotope : espèce perforante ou encroûtante ; roches ou eoquilles, généralement d'huîtres ; de la zone intertidale à 48 m.
Longueur : jusqu'à 100 mm (diamètre : 0,2 à 1,5 mm).
Couleur : gris verdâtre, jaunâtre ou rose chair.
Lophophore : en forme de fer à eheval, souvent avec les pointes fortement ineurvées vers la concavité lophophorale.
Tentacules : 50 — 210 (longueur : 2 — 5 mm).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal grand, oral petit ; absence de la branche descendante ; branche ascendante divisée en deux ehambres horizontales ; néphridiopore sur papille néphridiale libre, au-dessus ou au niveau de l'anus.
Fibres géantes : deux, une à gauehe (diamètre : 4 — 10 μ) et une à droite (diamètre 1 — 7 μ).
Muscles longitudinaux : [24 — 43] $\frac{7 - 15 \mid 7 - 16}{3 - 7 \mid 3 - 10}$
Gonades : hermaphrodite ; organes lophophoriens petits, glandes nidamentaires du type 2*a* ; embryons retenus en deux masses dans le lophophore.

Figures : 1, 4, 22*a*, 26, 28, 29, 34, 35. Tableaux : I-V, VII. Planches : I, III (5), V (1-7), VII (7).

3. **Phoronis ijimai** Oka, 1897

Synonyme : *Phoronis vancouverensis* Pixell, 1912.

Biotope : espèce encroûtante ou perforante ; roches ou coquilles ; de la zone intertidale à plus de 8 m.
Longueur : 30-100 mm (diamètre : 0,5-2 mm).
Couleur : rose à transparent ; parfois, présence de pigmentation blanche dans le lophophore.
Lophophore : en forme de fer à cheval, avec les pointes fortement incurvées vers la cavité lophophorale.
Tentacules : 72-226 (longueur : 2-5 mm).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal grand, oral petit ; absence de la branche descendante ; branche ascendante en arc de cercle aplati ; néphridiopore sur papille néphridiale libre, au-dessus ou au niveau de l'anus.
Fibres géantes : deux, une à gauche (diamètre : 3-10 μ) et une à droite (diamètre : 2-8 μ).
Muscles longitudinaux : 37 — 69 $\frac{10 - 31 \mid 13 - 31}{2 - 14 \mid 3 - 13}$
Gonades : hermaphrodite ; organes lophophoriens petits, glandes nidamentaires du type 2*a* ; embryons retenus en deux masses dans le lophophore.

Figures : 12. Tableaux : I-V, VII. Planche : VIII (1-6).

4. **Phoronis australis** Haswell, 1883

Synonyme : ? *Ph. buskii* Mc Intosh, 1888.

Biotope : partie muqueuse des tubes de Cérianthes ; de la zone intertidale à 30 m ; ? sables.
Longueur : 50 — 200 mm (diamètre : 2 — 5 mm).
Couleur : lophophore pourpre foncé à noir, ou transparent ; corps pourpre foncé à noir dans la partie antérieure, ou rose-jaune.
Lophophore : enroulement des pointes en spirales à 2,5-3,5 tours.
Tentacules : 600 à 1 000 environ (longueur : 5-16 mm).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal grand, oral petit ; absence de la branche descendante ; branche ascendante en arc de cercle ; néphridiopore sur la papille néphridiale plus ou moins libre, au-dessus ou au niveau de l'anus.
Fibres géantes : deux, une à gauche (diamètre : 5-11 μ) et une à droite (diamètre : 3-13 μ).
Muscles longitudinaux : [43 — 81] $\frac{17 - 29 \mid 14 - 27}{4 - 16 \mid 5 - 11}$
Gonades : hermaphrodite ; organes lophophoriens petits, glandes nidamentaires du type 2*b* ; embryons retenus sur une corde de mucus dans le lophophore.

Figures : 2, 3, 4, 5, 18, 22*c*, 35. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : II (7), III (7), V (8, 9, 10), VII (8).

4′. **Phoronis buskii** Mc Intosh, 1888

Caractères semblables à ceux de *Ph. australis*, sauf :

Biotope : sables, 18-37 m.
Fibres géantes : aucune indication.

5. **Phoronis bhadurii** Ganguly et Majumdar, 1967

Biotope : sédiment sablo-vaseux de la zone intertidale.
Longueur : 58-94 mm (diamètre : 2 mm sous le lophophore, 1 mm dans la partie postérieure : ces mesures laissent supposer que les exemplaires n'ont pas été récoltés en entier, ce que semble confirmer les figures des auteurs).
Lophophore : enroulement en spirale à 3 tours.
Tentacules : 1 406 (longueur : 6,5 à 8 mm).
Gonades : œufs adhérant aux tentacules.

Cette diagnose est évidemment largement insuffisante pour définir une nouvelle espèce, d'autant que les auteurs estiment que le nombre de tentacules, particulièrement élevé, est suffisant pour créer une nouvelle espèce (!). En comparant *Ph. bhadurii* aux autres espèces de Phoronidiens, nous ne pouvons que la rapprocher de *Ph. buskii*, malgré l'avis contraire des auteurs, mais d'après leurs figures il pourrait également s'agir d'une nouvelle espèce du genre *Phoronopsis*. La place de *Ph. bhadurii* ne pourra être définie qu'après l'étude de tous les autres caractères taxonomiques et l'on ne peut que regretter que GANGULY et MAJUMDAR ne l'aient pas faite.

6. **Phoronis muelleri** Selys-Longchamps, 1903

Biotope : des vases aux sables fins, pouvant être chargés d'une fraction grossière ; de 7 à 140 m.
Longueur : 50-120 mm (diamètre : 0,2 à 1 mm).
Couleur : lophophore avec une pigmentation en grains, jaunâtre à rouge ; corps chair, jaunâtre.
Lophophore : en forme de fer à cheval avec les pointes légèrement incurvées vers la cavité lophophorale. Les tentacules prébuccaux diminuent de longueur dans le plan médian jusqu'à devenir aussi courts que les post buccaux.
Tentacules : 40 — 98 (longueur : 1 mm environ).
Néphridies : du type à un seul entonnoir ; branche descendante courte ; branche ascendante s'ouvrant sur la papille anale ; néphridiopore généralement au niveau de l'anus.
Fibre géante : unique, à gauche (diamètre : 7-40 μ).
Muscles longitudinaux : $[23 - 30]\ \frac{9 - 13 \mid 8 - 11}{3 - 5 \mid 3 - 5}$
Gonades : probablement hermaphrodite ; organes lophophoriens larges et glandulaires ; absence de glandes nidamentaires ; émission des œufs directement dans l'eau de mer.
Autre caractère : absence du mésentère latéral gauche, sauf au niveau des néphridies.

Figures : 1, 3, 4, 16, 21*a*, 32, 35. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : II (1), III (2), IV (7, 8), VII (5).

7. **Phoronis psammophila** Cori, 1889

Synonymes : *Ph. sabatieri* Roule, 1889 ; ? *Ph. architecta* Andrews, 1890.

Biotope : des vases aux sables fins, pouvant être chargés d'une fraction grossière plus ou moins importante ; herbiers ; massifs d'Hermelles ou de *Mercierella* ; de la zone intertidale à 18 m.
Longueur : 60-190 mm (diamètre : 0,5-2 mm).
Couleur : lophophore transparent avec une pigmentation blanche en grains plus ou moins abondants ; corps rose à orange. Parfois, lophophore coloré temporairement en jaune, vert ou rouge.

Lophophore : en forme de fer à cheval, avec les pointes plus ou moins incurvées vers la concavité lophophorale.
Tentacules : 60-130 (longueur : 1,5 à 2,5 mm).
Néphridies : du type à un seul entonnoir ; branche descendante courte ; néphridiopore sur la papille anale, sous l'anus.
Fibre géante : unique, à gauche (diamètre : 7-27 μ) ; parfois rudimentaire à droite.
Muscles longitudinaux : [25 — 46] $\frac{7 - 16 \mid 7 - 17}{4 - 11 \mid 4 - 9}$
Gonades : dioïque ; organes lophophoriens larges, glandulaires ; glandes nidamentaires du type 2*c* ; embryons retenus dans la concavité lophophorale en une seule masse.

Figures : 1, 4, 8, 10, 21*b*, 25, 27, 28, 35. Tableaux : I-VIII. Planches : II (2-6, 8, 9), III (4), IV (1-6), VII (6).

7'. **Phoronis architecta** Andrews, 1890

Mêmes caractères que *Ph. psammophila*, sauf absence des glandes nidamentaires et émission des œufs directement dans l'eau de mer.
Planche VIII, fig. 7.

8. **Phoronis pallida** (Schneider, 1862) Silen, 1952

Biotope : sables et vases ; 1 à 12 m de profondeur.
Longueur : jusqu'à 140 mm (diamètre : 0,3 à 1 mm).
Couleur : rose-jaune.
Lophophore : en forme de fer à cheval.
Tentacules : 50-140 (longueur : 2,5 mm environ).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal légèrement plus grand que l'oral ; branche descendante aussi longue que l'ascendante ; néphridiopore sur la papille anale, au niveau de l'anus.
Fibre géante : unique, à gauche (diamètre : 15-20 μ).
Muscles longitudinaux : [18 — 19] $\frac{5 - 6 \mid 5}{4 \quad \mid 4}$
Gonades : hermaphrodite ; organes lophophoriens larges et glandulaires ; absence des glandes nidamentaires et émission des œufs directement dans l'eau.
Autres caractères : musculature circulaire présentant trois sphincters ; musculature longitudinale divisée en six zones, les muscles marginaux et centraux étant plus ou moins développés selon ces zones.

Figures : 4, 13, 14, 23, 30, 31, 35. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : III (13, 14), VII (1, 2).

II. Genre **Phoronopsis** Gilchrist, 1907 : présence d'une invagination sous le lophophore.

1. **Phoronopsis albomaculata** Gilchrist, 1907

Biotope : sables grossiers, colmatés par une fraction fine ; profondeur : de quelques mètres à 27 m.
Longueur : 80-150 mm (diamètre : 0,5 à 2 mm).
Couleur : lophophore transparent avec une pigmentation blanche en grains ; corps légèrement jaune.

Lophophore : en forme de fer à cheval avec les pointes incurvées vers la cavité lophophorale.
Tentacules : 96-126 (longueur : 2-3 mm).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal petit, oral grand ; branche descendante longue ; le néphridiopore s'ouvre dans l'invagination, sur la papille anale (sur repli épidermique), sous l'anus.
Fibre géante : unique, à gauche (diamètre : 15-24 μ).
Muscles longitudinaux : [67 — 94] $\frac{20 - 32 \mid 21 - 30}{11 - 18 \mid 10 - 15}$
Gonades : hermaphrodite ou dioïque ; organes lophophoriens larges ; peut-être des glandes nidamentaires.
Invagination : peu profonde (0,1 mm environ).

Figures 3, 4, 24*a*, 35. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : III (3), VI (1, 2), VII (9).

2. **Phoronopsis harmeri** Pixell, 1912

Synonymes : *Ph. (Php.) pacifica* Torrey, 1901 ; *Php. viridis* Hilton, 1930 ; *Php. striata* Hilton, 1930.

Biotope : vase, sables, sables grossiers ; de la zone intertidale à 89 m.
Longueur : 40-220 mm (diamètre : 0,6 à 4 mm).
Couleur : vert pâle ; taches pigmentaires blanches dans les tentacules.
Lophophore : enroulement en spirales à 1,5-2 tours.
Tentacules : 100-400 (longueur : 2-5 mm).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal petit, oral grand ; branche descendante longue ; néphridiopore s'ouvrant dans l'invagination, sur la papille anale (sur repli épidermique), sous l'anus.
Fibre géante : unique, à gauche (diamètre : 20-40 μ) ; fibre droite atrophiée au niveau des néphridies.
Muscles longitudinaux : [79 — 138] $\frac{20 - 48 \mid 23 - 55}{13 - 27 \mid 13 - 26}$
Gonades : dioïque ; organes lophophoriens larges et membraneux ; absence des glandes nidamentaires et émission des œufs directement dans l'eau.
Invagination : bien marquée.

Figures : 4, 15, 17, 24*b*, 35. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : III (6), VI (3, 4), VII (10).

3. **Phoronopsis californica** Hilton, 1930

Biotope : vase et sables grossiers ; profondeur : de quelques mètres à 17 m.
Longueur : 220 à plus de 450 mm (diamètre : 2,5 à plus de 4 mm).
Couleur : lophophore orange, rouge, de couleur plus vive que le corps ; corps orange à marron foncé.
Lophophore : enroulement hélicoïdal à 4-5 tours ou plus (longueur : 5 à 7 mm).
Tentacules : plus de 1 500 (longueur : 2 à 2,5 mm).
Néphridies : du type à deux entonnoirs : anal grand, oral petit ; branche descendante longue ; le néphridiopore s'ouvre dans l'invagination sur la papille anale (sur le repli épidermique), sous l'anus.
Fibre géante : unique, à gauche (diamètre : 70-80 μ) ; fibre droite atrophiée au niveau des néphridies.
Muscles longitudinaux : [180 — 227] $\frac{53 - 71 \mid 56 - 74}{35 - 47 \mid 29 - 38}$

Gonades : probablement dioïque ; organes lophophoriens larges et membraneux.
Invagination : profonde (environ 1 mm).

Figures : 2, 4, 19, 24*c*, 35. Tableaux : I-V, VII, VIII. Planches : III (8, 9), VI (5 à 8), VII (11).

Discussion sur les synonymies

1. **Phoronis gracilis**

Elle a été décrite très sommairement par Van Beneden (1858) sous le nom de *Crepina gracilis. Ph. gracilis* a déjà été reconnue comme très proche de *Ph. hippocrepia* par Wright (1859). Silen (1952) a mis *Ph. gracilis* en synonymie avec *Ph. hippocrepia,* avis que nous partageons entièrement. En effet, en 1903, Selys-Longchamps redécrit cette espèce et la distingue de *Ph. hippocrepia* par ses néphridies et sa fibre géante unique, à gauche. Or, Selys-Longchamps mentionne que les individus examinés étaient immatures ; cet auteur confirme en 1907 qu'il s'agissait de jeunes et nous avons signalé dans un chapitre précédent les erreurs d'interprétation possibles, concernant les néphridies de jeunes exemplaires. Si Selys-Longchamps (1903) mentionne une seule fibre géante chez *Ph. gracilis,* cet auteur, en 1907, n'a observé aucune fibre chez *Ph. hippocrepia.*

2. **Phoronis kowalevskii**

Cette espèce est considérée par Selys-Longchamps (1907) comme la forme encroûtante de *Ph. hippocrepia,* forme perforante. La synonymie de ces deux espèces a été démontrée précédemment (Emig, 1967*a*) et dans le présent travail.

3. **Phoronis capensis**

D'après Gilchrist (1907), cette espèce « is closely related to *Ph. hippocrepia* ». Tous les caractères de ces deux espèces sont communs, sauf la fibre géante mentionnée uniquement à gauche. Mais comme chez *Ph. gracilis,* il est plus que probable que la fibre droite soit présente. Rappelons que Marsden (1959) considère comme un critère de détermination la difficulté de mettre en évidence les fibres nerveuses géantes chez *Ph. hippocrepia.*

4. **Phoronis vancouverensis**

Pixell (1912), en découvrant et décrivant *Phoronis vancouverensis,* la distingue de *Phoronis hippocrepia* d'après cinq caractères, dont le seul que nous puissions actuellement encore retenir est le nombre plus élevé de muscles longitudinaux. Ce critère a d'ailleurs été repris par Zimmer (1964). Marsden (1959), par contre, range ces deux espèces dans « a single highly variable species complex of very wide geographical distribution ». Une étude récente (Emig, 1971) a permis de comparer *Phoronis ijimai* et *Ph. vancouverensis,* récoltées respectivement dans leur localité type et de conclure en leur synonymie. Chacune de ces

deux espèces a été comparée par les auteurs avec *Ph. hippocrepia*, mais elles l'ont été rarement entre elles ; il est vrai que jusqu'à présent la diagnose de *Ph. ijimai* était très succincte.

5. **Phoronis buskii**

La synonymie de *Phoronis buskii* avec *Phoronis australis* a déjà été proposée par Benham (1889) ; Mastermann (1900), en revanche, estime qu'il s'agit de deux espèces distinctes. Bien que tous les caractères taxonomiques de *Ph. buskii* ne soient pas connus, il est fort probable que ces deux espèces soient très proches, voire synonymes.

6. **Phoronis sabatieri**

Ne sachant sur quel caractère distinguer *Phoronis sabatieri* de *Phoronis psammophila* Selys-Longchamps (1907) les a étudiées simultanément. Elles ont été mises en synonymie par Emig (1968*b*).

7. **Phoronis architecta**

En examinant récemment de nombreux exemplaires de *Phoronis architecta*, il ne m'a pas été possible de les distinguer de *Phoronis psammophila*. Néanmoins, les deux espèces diffèrent par l'absence, chez *Ph. architecta*, des glandes nidamentaires (Zimmer, 1964) et par l'émission des œufs directement dans l'eau de mer (Brooks et Cowles, 1905), tandis que *Ph. psammophila* retient les embryons quelque temps dans son lophophore, en une seule masse (Roule, 1900 ; Selys-Longchamps, 1907). Une étude comparative des larves et de leur métamorphose, à moins qu'un autre caractère ne soit découvert, devrait permettre de statuer, car actuellement nous ne voyons pas sur quel critère il est possible de les séparer, surtout quand les exemplaires sont immatures.

8. **Phoronopsis viridis**

La synonymie de *Phoronopsis viridis* avec *Phoronopsis harmeri* a été démontrée par Marsden en 1959.

9. **Phoronis pacifica**

Cette espèce a été décrite en 1901 par Torrey, donc avant la création du genre *Phoronopsis* par Gilchrist (1907). De par ses caractères taxonomiques, cette espèce est probablement synonyme de *Php. harmeri* et se classe dans le genre *Phoronopsis* (Mamkaev, 1962 ; Zimmer, 1964). La présence de l'invagination n'a pas été remarquée par Torrey (1901) ; mais, chez une espèce qu'il rapporte à *Ph. pacifica*, Hilton (1930) décrit : « this body-wall fold is chiefly on the anal side of the animal », ce qui corrobore l'appartenance de cette espèce au genre *Phoronopsis*. Les autres caractères taxonomiques connus sont : biotope (dans vases et sables de la zone intertidale) ; longueur (jusqu'à 90 mm) ; lophophore (enroulement en spirale à 1,5 — 2 tours) ; tentacules (170-200) ; fibres géantes et muscles longitudinaux (voir *Php. harmeri*) ; gonades (dioïque).

10. **Phoronopsis striata**

Décrite succinctement par Hilton (1930), elle se rapproche de *Php. harmeri* par la longueur, la couleur, la forme du lophophore, le nombre de tentacules, les muscles longitudinaux et lafibre nerveuse géante ; les autres caractères ne sont pas mentionnés.

Pour conclure, nous restons conscient que la plupart des synonymies ont été obtenues d'après des descriptions souvent sommaires et peuvent dans l'avenir se révéler fausses. Néanmoins, d'après les caractères taxonomiques utilisés, certaines synonymies peuvent être considérées comme définitives : *Ph. kowalevskii*, *Ph. gracilis* avec *Ph. hippocrepia* ; *Ph. sabatieri* avec *Ph. psammophila*, appuyée par l'étude d'exemplaires de la localité type (étang de Thau) ; *Php. viridis* avec *Php. harmeri* ; *Ph. vancouverensis* avec *Ph. ijimai*.

F. CLÉ DE DÉTERMINATION

La clé, dressée ci-après, ne doit pas être considérée comme suffisante pour déterminer une espèce. Son but est de faciliter l'orientation d'une détermination. Cette clé ne fait intervenir que quelques caractères principaux des espèces, mais l'ensemble des caractères taxonomiques doit être vérifié.

I. — Lophophore de forme ovale. Néphridies à un entonnoir, pas de branche descendante. Absence des mésentères latéraux. Espèce perforante.......... *Phoronis ovalis*

II. — Lophophore en fer à cheval.

A. Néphridies à un entonnoir, branche descendante courte. Une seule fibre géante, gauche.

1. — Tentacules prébuccaux de même longueur que les tentacules postbuccaux, latéraux plus longs. Néphridiopore au niveau de l'anus. Absence du mésentère latéral gauche dans la région musculaire............ *Phoronis muelleri*

2. — Néphridiopore sous anus. Tous les mésentères présents. Dioïque.

a) Présence de glandes nidamentaires, embryons en une seule masse dans le lophophore.. *Phoronis psammophila*

b) Absence des glandes nidamentaires, émission des œufs directement dans l'eau.. *Phoronis architecta*

B. Néphridies à deux entonnoirs.

1. — Entonnoir anal grand, oral petit. Pas d'invagination sous le lophophore. Hermaphrodite.

a) Absence de la branche descendante des néphridies. Présence d'une papille néphridiale. Deux fibres géantes, gauche et droite. Espèce perforante ou encroûtante.

— Branche ascendante en deux chambres horizontales ; muscles longitudinaux de 24 à 43................. *Phoronis hippocrepia*

— Branche ascendante en arc de cercle aplati ; muscles longitudinaux de 37 à 68.................................. *Phoronis ijimai*

b) Entonnoir anal légèrement plus grand que l'oral. Branche descendante aussi longue que l'ascendante. Une seule fibre géante, gauche. Musculature circulaire (3 sphincters) et longitudinale (6 zones) particulière.............. *Phoronis pallida*

2. — Entonnoir anal petit, oral grand. Longue branche descendante. Invagination peu profonde. Une seule fibre géante, gauche........................ *Phoronopsis albomaculata*

III. — Lophophore à enroulement en spirale. Néphridies à deux entonnoirs.

A. Entonnoir anal grand, oral petit. Absence de la branche descendante des néphridies. Pas d'invagination sous le lophophore. Deux fibres géantes, gauche et droite.... *Phoronis australis*

B. Entonnoir anal petit, oral grand. Longue branche descendante des néphridies. Invagination bien marquée. Une seule fibre géante, gauche.... *Phoronopsis harmeri*

IV. — Lophophore à enroulement hélicoïdal. Néphridies à deux entonnoirs, anal grand, oral petit. Longue branche descendante des néphridies. Invagination profonde.......... *Phoronopsis californica*

Recommandations

Pour la détermination d'une espèce, il est indispensable d'établir une diagnose, dans laquelle doivent figurer tous les caractères taxonomiques et leurs variations. Afin d'éviter à l'avenir des descriptions incomplètes, nous proposons de donner une diagnose type :

Biotope. Noter le maximum de données concernant le sédiment, la faune, les courants ...

Longueur. A mesurer, si possible, sur les animaux en extension ou sur des tubes *entiers*, ainsi que le diamètre sous le lophophore et au niveau de l'ampoule.

Couleur. A décrire sur l'animal vivant.

Invagination. Pour la détermination du genre, noter son absence ou sa présence.

Lophophore. Noter sa forme et sa longueur. S'assurer qu'il n'est pas en cours de régénération. Éviter son autotomie en fixant rapidement les individus après la récolte.

Tentacules. Généralement se dénombrent au tiers inférieur du lophophore.

Néphridies. Étudier les caractères principaux d'après le tableau IV.

Fibres nerveuses géantes. Indiquer leur nombre et leur diamètre dans la région musculaire du corps. Au niveau des néphridies, vérifier si une deuxième fibre, rudimentaire ou atrophiée, n'est pas présente, à droite.

Muscles longitudinaux. Établir sur le maximum d'exemplaires possible les formules musculaires ; les indiquer, ainsi que la formule générale et la formule moyenne.

Gonades. Présence ou absence. Exemplaire dioïque ou hermaphrodite. Étudier les caractères des organes lophophoriens et des glandes nidamentaires.

Autres caractères. Indiquer si nécessaire l'absence des mésentères, la disposition des vaisseaux sanguins, les particularités de la musculature...

A l'exception des trois premiers, tous les caractères nécessitent une étude sur coupes histologiques.

DISCUSSION

L'étude des caractères taxonomiques des diverses espèces de Phoronidiens nous a montré qu'il est possible de subdiviser la classe des Phoronidiens en cinq groupes, qui ne concordent pas avec les catégories proposées par Silen (1952) et Marsden (1959). Afin de mieux pouvoir les comparer, nous les avons résumés dans le tableau ci-après (sans tenir compte des synonymies).

	Silen (1952)	Marsden (1959)	Emig
1	*Ph. ovalis*...............	*Ph. ovalis*	*Ph. ovalis*
2	*Ph. hippocrepia* .... — *Ph. australis*............. *Ph. psammophila*.........	*Ph. hippocrepia* — *Ph. australis* —	*Ph. hippocrepia* *Ph. ijimai* *Ph. australis* —
3	*Ph. muelleri*............. — —	*Ph. muelleri* *Ph. psammophila* Genre *Phoronopsis*	*Ph. muelleri* *Ph. psammophila* —
4	*Ph. pallida*	*Ph. pallida*	*Ph. pallida*
5	Genre *Phoronopsis*	—	Genre *Phoronopsis*

Les groupes que nous avons définis se caractérisent ainsi :

1. *Phoronis ovalis* est la plus petite espèce. Son lophophore est simple, en forme d'ovale ; les néphridies sont peu développées, l'entonnoir n'est qu'une ouverture dans la branche ascendante unique (la branche descendante est absente). *Ph. ovalis* ne possède ni mésentères latéraux, ni fibres nerveuses géantes. Le développement larvaire est différent de celui des autres espèces (Silen, 1954*a*) et la reproduction asexuée fréquente, par fission transverse ou par bourgeonnement.

2. *Phoronis hippocrepia*, *Phoronis ijimai* et *Phoronis australis* sont caractérisées par des néphridies du type à deux entonnoirs, sans branche descendante, par des papilles néphridiales, par deux fibres nerveuses géantes. Elles sont hermaphrodites et incubent les embryons dans la concavité lophophorale.

3. *Phoronis muelleri* et *Phoronis psammophila* se distinguent par des néphridies du type à un seul entonnoir et une branche descendante, par une seule fibre géante gauche, par un développement plus important à gauche des muscles longitudinaux.

4. *Phoronis pallida* est caractérisée par la musculature circulaire (trois sphincters) et longitudinale (six zones), par un nombre constant de muscles longitudinaux $\left(\text{d'après la formule : } 18 = \frac{5 \mid 5}{4 \mid 4}\right)$, par des néphridies du type à deux entonnoirs et une branche descendante aussi longue que l'ascendante.

5. Le genre *Phoronopsis* présente une invagination à la base du lophophore, plus ou moins marquée selon les espèces. Les néphridies, du type à deux entonnoirs, possèdent une longue branche descendante. La fibre géante est unique à gauche dans le corps, tandis que la droite est généralement atrophiée au niveau des néphridies. Le nombre de muscles longitudinaux est très élevé.

Silen (1952) place *Ph. psammophila* dans le groupe 2. Comme le pense Marsden (1959), cette espèce ne peut être mise dans ce groupe, dont elle ne possède aucun caractère, mais dans le groupe 3. Le maintien du genre *Phoronopsis* est réfuté par Silen (1952), car cet auteur estime que *Ph. muelleri*, *Ph. pallida* et *Ph. ovalis* pourraient aussi constituer chacune un genre. Nous pensons également que chacun des quatre premiers groupes pourrait fort bien former un genre distinct, mais nous avons rejeté cette éventualité afin de ne pas compliquer la systématique des Phoronidiens. Néanmoins, le genre *Phoronopsis* se distingue des autres espèces par la présence de l'invagination du lophophore et par la morphologie des néphridies ; ces caractères motivent, à notre avis, le maintien de ce genre. Marsden (1959) range dans le même groupe *Ph. muelleri*, *Ph. psammophila* et le genre *Phoronopsis*, car ils n'ont d'affinités avec aucun des autres groupes. En réalité, d'après notre subdivision, les groupes 3 et 5 n'ont aucun caractère commun.

Il est intéressant de remarquer que ces cinq catégories peuvent se distinguer principalement par la morphologie des néphridies (tableau IV), ce qui confirme l'importance de ce caractère taxonomique.

APPENDICE

I. Phoronidiens fossiles

Trois travaux relatent l'existence de Phoronidiens fossiles. Fenton et Fenton (1934) attribuent les tubes de *Scolithus* dans des grès à l'activité des Phoronidiens. Avnimelech (1955) a découvert des exemplaires du genre *Phoronopsis* dans du calcaire maestrichtien en Israël, ainsi que *Ph. hippocrepia* dans le Cénomanien supérieur, le Turonien inférieur et dans des grès calcaires du Pliocène inférieur. Dans l'île de Wight, *Phoronis ovalis* perfore un test d'*Echinocorys* (Échinide), découvert dans le Crétacé (Joysey, 1959).

II. Durée de vie des Phoronidiens

Pour *Phoronis hippocrepia*, la durée de vie est d'environ une année. Forneris (1959) a conservé des exemplaires pendant un an dans un aquarium, puis ils ont « disparu ». Ikeda (1901) pense que les générations sont annuelles et que les larves sont attirées par un agent chimiotrope émis par l'adulte, ou par la putréfaction de ce dernier. D'après Cori (1930), les Phoronidiens vivent également une année environ. Chez *Phoronis psammophila*, nous pensons que la durée d'une génération est légèrement supérieure à une année, d'après des observations en plongée et les résultats fournis par l'étude des muscles longitudinaux.

III. Parasites des Phoronidiens

Selys-Longchamps (1907) a observé la présence de Grégarines dans l'épithélium intestinal et stomacal de *Ph. psammophila* et de *Ph. hippocrepia*; elles sont surtout fréquentes dans les individus à ovaires mûrs. Comme Selys-Longchamps (1907), nous avons découvert dans la région supérieure du métasome, généralement près des néphridies, la présence de Distomes dans des exemplaires de l'étang de Berre. Kozloff (1945) a décrit un Cilié ectoparasite, *Heterocineta phoronopsidis*, dans les tentacules de *Php. harmeri* à Tomales Bay (Californie).

Remerciements

Nous tenons à adresser nos remerciements à tous ceux qui ont contribué et collaboré à la réalisation de ce travail : MM. les Professeurs Delamare Deboutteville, Fauré-Fremiet, Haget, Lévi, Silen ; Dr Swedmark, Dr Forneris ; MM. Gruet, Lienhart, Plante, Thomassin ; Mme Lagardère ; Mlle Ollivier ; l'Institut biologique d'Arcachon, le Centre national de la Recherche scientifique, la Station zoologique de Kristineberg et le Muséum d'Histoire naturelle de Stockholm ; Mme Thomassin, MM. Becherini et Marigliano pour leur collaboration technique. Et nous remercions tout particulièrement M. le Professeur J. M. Pérès, Directeur de la Station marine d'Endoume.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWS, E. A., 1890. — On a new american species of the remarkable animal *Phoronis*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **5** : 445-449.

AVNIMELECH, M., 1955. — Occurence of fossil Phoronidea-like tubes in several geological formation in Israel. *Bull. Res. Counc. Israel*, **5** : 174-177.

BALASUBRAHMANYAN, T., 1959. — *Phoronis architecta* Andrews from the Vellar Estuary at Porto-Novo. *Current Sci.*, **28** (12) : 495, 496.

BENEDEN, P. VAN, 1858. — Note sur un annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*. *Bull. Acad. roy. Belgique*, **5** : 450-465.

BENHAM, W. B., 1889. — The anatomy of *Phoronis australis*. *Quart. J. micr. Sci.*, **30** : 125-158.

BETHE, A., 1927. — Eigenthümliche Formen und Mittel der Blutbewegung. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, **5** : 555-576.

BRATTSTRÖM, H., 1943. — *Phoronis ovalis* Wright, eine für die skandinavische Fauna neue Phoronide aus Øresund. *Acta Univ. Lund*, 2e sér., **39** (2) : 1-17.

BROOKS, W. K., et R. P. COWLES, 1905. — *Phoronis architecta*. *Mem. nat. Acad. Sci. Washington*, **10** (5) : 75-111.

BRUCE, J. R., J. C. COLMAN et N. S. JONES, 1963. — Marine Fauna of the Isle of Man. Liverpool Univ. Press, 224 p.

CALDWELL, W., 1882. — Structure, development and affinities of *Phoronis*. *Proc. R. Soc. London*, **34** : 371-383.

CLAUS, C., 1872. — Grundzüge der Zoologie. 2 éd., Leipzig, Elwert.

CORI, C. J., 1889. — Beitrag zur Anatomie der *Phoronis*. Inaug.-Dissert. Prague.

— 1890. — Untersunchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. *Zeitsch. wiss. Zool.*, **51** : 480-568.

— 1932. — Phoronidea. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Grimpe & Wragler, **7** (2) : 104-132.

— 1937. — Phoronidea. Handbuch der Zoologie. Kükenthal & Krumbach, **3** (2) : 71-135.

— 1939. — Phoronidea. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, **4** (1) : 1-183.

DALLA TORRE, K. W., 1890. — Die Fauna von Helgoland. *Z. Jahrb., Abth. Syst.*, **4** (suppl) : 90.

DELAGE, Y., et E. HÉROUARD, 1897. — Les Vermidiens. Traité de Zoologie, Paris, Schleicher, **5** : 157-164.

DYSTER, F. D., 1859. — Notes on *Phoronis hippocrepia*. *Trans. Linn. Soc. London*, **22** : 251-256.

EMIG, C. C., 1966. — Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille et environs ; Étang de Berre). *Rec. Trav. Sta. mar. End.*, **40** (56) : 161-248.

— 1967*a*. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. I. *Phoronis hippocrepia* Wright, 1856. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, **104** (14) : 1-10.

— 1967*b*. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. II. *Phoronopsis harmeri* Pixell, 1912. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **39** (5) : 984-991.

— 1968*a*. — Étude comparative des néphridies de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronis hippocrepia* Wright et *Phoronopsis harmeri* Pixell. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93** (1) : 109-114.

— 1968*b*. — Présence de *Phoronis psammophila* Cori : biocœnose des Sables Vaseux en Mode Calme. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93** (1) : 115-125.

— 1969*a*. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. III. *Phoronis psammophila* Cori, 1889 et *Phoronis architecta* Andrews, 1890. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **41** (1) : 312-327.

— 1969*b*. — Étude anatomique des néphridies chez divers Phoronidiens. *Tethys*, **1** (2) : 477-484.

— 1969c. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VIII. *Phoronis pallida* (Schneider, 1952). IX. *Phoronis ovalis* Wright, 1856. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **41** (6) : 1531-1542.

— 1970. — Remarks on the systematics of Phoronida. IV. Notes on ecology, morphology and taxonomy of *Phoronis mülleri*. *Mar. Biol.*, **5** (1) : 62-67.

— 1971. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. X. Notes sur l'écologie, la morphologie et la taxonomie de *Phoronis ijimai* et de *Phoronis vancouverensis*. *Mar. Biol.*, **8** : 154-159.

Emig, C. C., et F. Becherini, 1970. — Influence des eourants sur l'éthologie alimentaire des Phoronidiens. Étude par séries de photographies cycliques. *Mar. Biol.*, **5** (3) : 239-244.

Emig, C. C., et R. Lienhart, 1966. — Un nouveau moyen de récolte pour les substrats meubles infralittoraux : l'aspirateur sous-marin. *Rec. Trav. Sta. mar. End.*, **42** (58) : 115-120.

— 1968. — Principe de l'Aspirateur sous-marin automatique pour sédiments meubles. *European Marine Biology Symposium* (Arcachon, 1968). *Vie, Milieu*, suppl. **22** : 573-578 (1971).

Emig, C. C., et I. Marche-Marchad, 1969. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VII. *Phoronis australis* Haswell, 1883. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **41** (5) : 1244-1251.

Emig, C. C., et R. Plante, 1969. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **41** (4) : 894-900.

Emig, C. C., et B. Thomassin, 1969. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. VI. *Phoronopsis albomaculata* Gilchrist, 1907. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **41** (4) : 901-908.

Euzet, L., et M. Poujol, 1963. — La faune associée à *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annélide Serpulidae) dans quelques stations des environs de Sète. *Comm. int. Ét. sci. Mer Méd. Monaco*, **17** (3) : 833-842.

Fenton, M. A., et C. L. Fenton, 1934. — *Scolithus* as a fossil phoronid. *Amer. Geol.*, **61** : 341-348.

Foettinger, A., 1882. — Note sur la formation du mésoderme dans la larve de *Phoronis hippocrepia*. *Arch. Biol.*, **3** : 679-686.

Forneris, L., 1959. — Phoronidea from Brazil. *Bol. Inst. Océanogr. Sao Paulo*, **10** (2) : 1-105.

Ganguly, D. N., et N. Majumdar, 1967. — On a new species of *Phoronis* (Phoronida) from India. *J. zool. Soc. India*, **19** (1, 2) : 7-11.

Garstang, W., 1891. — *Phoronis* at Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*, 2e sér., **2** : 77, 78.

— 1892. — Notes on the Invertebrate Fauna of Plymouth for 1892. *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*, 2e sér., **2** : 333-339.

Giard, A., 1879. — *Phoronis hippocrepia*. *Bull. Sci. Dép. Nord, Fr.*, **10** : 24.

Gilchrist, J. D., 1907. — New forms of the Hemichordata from South Africa. *Trans. South Afr. Phil. Soc.*, **17** : 151-176.

— 1919. — Reproduction by transverse fission in *Phoronopsis*. *Quart. J. micr. Sci.*, **63** : 493-507.

Glémarec, M., 1964. — Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, **5** : 33-96.

Grassé, P. P., 1959. — Classe des Phoronidiens. Traité de Zoologie. Éd. Masson, Paris, **5** (1) : 1008-1053.

Gravely, F., 1927. — *Gephyrea* and *Phoronis*. *Bull. Madras Mus.*, **1** : 87, 88.

Guérin-Ancey, O., 1970. — Étude des intrusions terrigènes fluviatiles dans les complexes récifaux : délimitation et dynamique des peuplements des vases et des sables vaseux du ehenal postrécifal de Tuléar (S.W. Madagasear). *Rec. Trav. Sta. Mar. End.*, fasc. suppl. 10 : 3-46.

Gustafson, G., 1936. — Distribution of *Phoronis mülleri* on the swedish west coast. *Ark. Zool.*, **28** B (1) : 1-6.

Hadzi, J., 1963. — The evolution of the Metazoa. Pergamon Press.

Harmer, S. F., 1917. — On *Phoronis ovalis*. *Quart. J. micr. Sci.*, **62** : 115-148.

Hartlaub, C., 1904. — Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Grossbritanien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahr 1902. *Wiss. Meeresunt., Helgoland*, **5** : 97-106.

Haswell, W. A., 1883. — Preliminary note on an Australian species of *Phoronis* (Gephyrea « tubicola »). *Proc. Linn. Soc., NSW*, **7** : 606-608.

— 1885. — On a new instance of symbiosis. *Proc. Linn. Soc., NSW*, **9** : 1019-1021.

— 1893. — The occurence of a second species of *Phoronis* in Port-Jackson. *Proc. Linn. Soc., NSW*, 2e sér., **7** : 340, 341.

Hatschek, B., 1888. — Lehrbuch der Zoologie. 1e ed., Jena.

Hilton, A. W., 1930. — Phoronidea from the coast of Southern California. *J. Ent. Zool.*, **22** : 33-35.

— 1930. — A new *Phoronopsis* from California. *Trans. Amer. micr. Soc.*, **49** : 154-159.

Hyman, L. H., 1958. — The occurence of chitin in the Lophophorate phyla. *Biol. Bull.*, **114** : 106-112.

— 1959. — Phoronidea. The Invertebrates, Smaller coelomates groups. Ed. Mc Graw-Hill, New-York : 228-274.

Ikeda, I., 1901. — Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha. J. Col. Sci. Tokyo*, **13** : 507-592.

— 1902. — On the occurence of *Phoronis australis* Haswell near Misaki. *Ann. Zool. Japon*, **4** : 115-118.

— 1903. — On the development of the sexuel organs and their products in *Phoronis. Ann. Zool. Japon*, **3** : 141-153.

Jones, M. L., 1961. — A quantitative evaluation of the benthic fauna off Point Richmond, California. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **67** (3) : 219-320.

Johnson, R. G., 1967. — The vertical distribution of the infauna of a sand flat. *Ecology*, **48** (4) : 571-578.

Joysey, K. A., 1959. — Probable cirriped, phoronid and echiuroid burrows within a Cretaceous echinoid test. *Paleontology*, **1** : 397-400.

Judges, E. C., 1953. — Occurence of *Phoronis mülleri* in the Irish Sea. *Nature, London*, **172** : 409.

Kolliker, A., 1864. — Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersunchungen. *Würzb. Nat. Zeitschr.*, **5** : 232-250.

Kosloff, E., 1945. — *Heterocineta phoronopsidis* sp. nov., a ciliate from the tentacles of *Phoronopsis viridis* Hilton. *Biol. Bull.*, **89** : 180-183.

Kowalevsky, A., 1867. — (Anatomie und Entwicklung von *Phoronis*). En russe. Thèse St-Petersbourg. Analyse de Leuckart (1867).

Kume, M., 1953. — Some observation on the fertilization and early development of *Phoronis australis. Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ.*, **4** (2) : 253-256.

Lankester, E. R., 1873. — A contribution to the knowledge of haemoglobin. *Proc. R. Soc. London*, **21** : 70-81.

— 1877. — Notes on the embryology and classification of the animal kingdom : comprising a revision of speculative to the origin and significance of the germ layers. *Quart. J. micr. Sci.*, **17** : 399-454.

— 1885. — Polyzoa. Encycl. Britann., vol. 19, 9e ed.

Ledig, R., 1919. — General structure of *Phoronis pacifica. J. Ent. Zool.*, **11** : 55-57.

Leuckart, R., 1867. — Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1866 und 1867. *Arch. Naturg.*, **2** : 235-244.

Long, C., 1960. — A Phoronid from the Gulf of Mexico. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribbean*, **10** (2) : 204-207.

Lonoy, N., 1954. — Comparative anatomical study on *Phoronis ovalis* Wright from norwegian, swedish and brazilian waters. *Univ. Bergen Arbook Naturvit. Rekke*, **2** : 1-23.

Mc Ginitie, G. E., et N. Mc Ginitie, 1949. — Phoronidea, Natural history of marine animals. Ed. Mc Graw-Hill, New-York, 169, 170 p.

Mc Intosh, W. C., 1881. — Note on a *Phoronis* dredged in HMS Challenger. *Proc. R. Soc. Edinburg*, **11** : 211-217.

— 1888. — Report on *Phoronis buskii* n. sp., dredged during the voyage of HMS Challenger, 1873-1876. *Voyage of HMS Challenger Zool.*, **27** (75) : 1-27.

Mc Nae, W., et M. Kalk, 1958. — A natural history of Inhaca Island, Moçambique. Witwatersrand Univ. Press, Johannesbourg, 163 p.

Mamkaev, I. V., 1962. — (Sur des Phoronidiens d'Extrême-Orient). En russe. *Issledov. dalnevost. Mor URSS*, **8** : 219-237.

Marcus, E., 1949. — *Phoronis ovalis* from Brazil. *Zoologia Sao Paulo*, **14** : 157-170.

Marsden-Rattenbury, J. C., 1957. — Regeneration in *Phoronis vancouverensis*. *J. Morph.*, **101** (2) : 307-323.

— 1959. — Phoronidea from the pacific coast of North America. *Canad. J. Zool.*, **37** (2) : 87-111.

Martoja, R., et M. Martoja, 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris.

Mastermann, A. T., 1896. — Preliminary note on the structure and affinities of *Phoronis*. *Proc. R. Soc. Edinburg*, **21** : 59-71.

— 1900. — On the Diplochorda. 3. The early development and anatomy of *Phoronis buskii* Mc Intosh. *Quart. J. micr. Sci.*, **43** : 375-418.

Meek, A., 1917. — On the Phoronidea. *Rep. Dove mar. Lab. Cullercoats*, **6** : 33-48.

Menon, R., 1927. — The littoral fauna of Krusadai Island in the Gulf of Manaar. *Bull. Madras Gouv. Mus., nat. Hist. Sect.*, **1** (1) : 31.

Morton, J., et M. Miller, 1968. — The New Zealand sea shore. Collins, London, 638 p.

Müller, J., 1846. — Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. *Arch. Anat. Physiol.* : 101-104.

Nair, K. K., et J. S. Shaw, 1956. — On the occurence of *Phoronis australis* off the coast of Port Okha (Okhamandal, India). *J. Univ. Bombay*, **25** : 66-69.

Naqvi, S. M., 1968. — Effect of predation on infaunal invertebrates of Alligator Harbor, Florida. *Gulf Res. Rep.*, **2** (3) : 313-321.

Ohuye, F., 1943. — Blood corpuscules and the blood formation in *Phoronis*. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, **17** : 167-185.

Oka, A., 1897. — Sur une nouvelle espèce japonaise du genre *Phoronis*. *Ann. Zool. Japon*, **1** : 147-150.

Ollivier, M. T., 1969. — Étude des peuplements de Zostères, Lanice et Sabelles dans la région dinardaise. Thèse 3e cycle, Marseille.

Picard, J., 1965. — Recherches qualitatives sur les biocœnoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Sta. mar. End.*, **52** (36) : 1-160.

Pixell, H., 1912. — Two new species of Phoronidea from Vancouver Island. *Quart. J. micr. Sci.*, **58** : 257-284.

Rattenbury, J. C., 1953. — Reproduction in *Phoronopsis viridis*. The annual cycle in the gonads, maturation and fertilization of the ovum. *Biol. Bull.*, **104** (2) : 182-196.

— 1954. — The embryology of *Phoronopsis viridis*. *J. Morph.*, **95** (2) : 289-349.

Roule, L., 1889. — Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre *Phoronis*. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **109** : 195-196.

— 1893. — L'embryologie générale. Paris.

— 1900. — Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. *Ann. Sci. nat.*, **11** : 51-251.

SCHNEIDER, A., 1862. — Über die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*. *Arch. Anat. Physiol.* : 47-65.

SCHNEIDER, K. C., 1902. — Lehrbuch der Vergleichenden Histologie der Thiere. Ed. Fischer G., Jena, 988 p.

SCHULTZ, E., 1897. — Über die Mesodermbildung bei *Phoronis*. *Trav. Soc. Nat. St-Pétersbourg*, **28** : 47-50.

— 1903. — Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Über die Regenerationserscheinungen bei *Phoronis mülleri* Selys-Longchamps. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, **75** : 391-420.

SELYS-LONGCHAMPS, M. DE, 1903. — Über *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland. *Wiss. Meeresuntersuch. Helgoland*, **6** (1) : 1-56.

— 1907. — *Phoronis. Fauna u. Flora, Neapel*, **30** : 1-280.

SHEARER, C., 1906. — Studies on the development of larval nephridia. Part 1. *Phoronis. Mitt. Zool. Sta. Neapel*, **17** : 487-514.

SILÉN, L., 1952. — Research on Phoronidea of the Gullmar Fiord area (West coast of Sweden). *Ark. Zool.*, **4** (4) : 95-140.

— 1954*a*. — Developmental biology of Phoronidea of the Gullmar Fiord area. *Acta Zool.*, **35** : 215-257.

— 1954*b*. — On the nervous system of *Phoronis*. *Ark. Zool.*, **6** (1) : 1-40.

— 1955. — Autotomized tentacle crowns as propogative bodies in *Phoronis*. *Acta Zool.*, **36** (2) : 157-165.

— 1956. — On shell-burrowing Bryozoa and *Phoronis* from New-Zealand. *Trans. R. Soc. New-Zealand*, **84** : 93-96.

STEUER, A., 1933. — Zur Fauna des Canale di Leme bei Rovigno. *Thalassia*, **1** (4) : 1-40.

— 1936. — Siponculoida, Phoronidea, Brachiopoda, Enteropneusta und Acriana von Alexandrien in Ägypten. *Not. Inst. Biol. Rovigno*, **23** : 1618.

THEEL, H., 1907. — Om utvecklingen af Sveriges zoologiske hafsstation Kristineberg och om djurlifvet i angränsande haf och fjiordar. *Ark. Zool.*, **4** (5) : 1-123.

THEODOR, J., 1964. — *Phoronis ovalis* Wright, Phoronidien récolté pour la première fois en Méditerranée. *Vie et Milieu*, **15** (3) : 807, 808.

TRUE-SCHLENZ, R., 1965. — Données sur les peuplements des sédiments à petites Phanérogames marines (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparées à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation (côtes de Provence). *Rec. Trav. Sta. mar. End.*, **39** (55) : 97-125.

TORREY, H. B., 1901. — On *Phoronis pacifica* sp. nov. *Bull. Biol.*, **2** : 283-288.

UCHIDA, T., et F. IWATA, 1955. — The fauna of Akkeshi Bay. XXII. Phoronidea. *Publ. Akkeshi mar. Biol. Sta.*, **5** : 1-3.

VATOVA, A., 1934. — Ricerche quantitative sul benthos del Golfe di Rovigno. *Not. Inst. Biol. Rovigno*, **12** : 1-12.

WILSON, D. M., et T. H. BULLOCK, 1958. — Electrical recording from giant fiber and muscles in phoronids. *Anat. Rec.*, **132** : 518-519.

WRIGHT, T. S., 1856. — Description of two tubicolar animals. *Edinburg new Phil. J.*, **4** : 313-316.

— 1856. — *Phoronis hippocrepia*. *Proc. R. Phys. Soc. Edinburg*, **1** : 165-167.

— 1859. — Note sur la *Crepina* de M. Van Beneden. *Ann. Sci. nat.*, sér. 4, **11** : 150.

ZIMMER, R. L., 1964. — Reproductive biology and development of Phoronida. *Univ. Microfilm Xerox, Ann Arbor (Michigan, U.S.A.)*, 416 p.

— 1967. — The morphology and function of accessory reproductive glands in the lophophores of *Phoronis vancouverensis* and *Phoronopsis harmeri*. *J. Morph.*, **121** (2) : 159-178.

Manuscrit déposé en septembre 1969.

Addendum

Depuis l'achèvement du manuscrit de cette publication, nous avons poursuivi l'étude des Phoronidiens, et notamment celle de certains caractères taxonomiques auxquels ont été apportées des précisions complémentaires. Nous ne tenons pas à entrer ici dans le détail des nouveaux résultats, mais simplement à renvoyer le lecteur aux travaux qui en font état et qui complètent ceux de cette publication :

Emig, C. C., 1972. — Phoronidiens de Madagascar. *Téthys*, suppl. **5** (*sous presse*).

— 1972. — Phoronidiens récoltés lors de la campagne « Biaçores » du N/O « Jean Charcot » (3 octobre-20 novembre 1971) (*sous presse*).

Emig, C. C., C. Herberts et B. A. Thomassin, 1972. — Association de *Phoronis australis* (Phoronidien) et de *Cerianthus maua* (Cérianthaire) dans les zones récifales de Madagascar. *Mar. Biol.* (*sous presse*).

Deux travaux, actuellement en cours de rédaction, portent, l'un sur l'étude de la variation des nombres de muscles longitudinaux chez *Phoronis psammophila* Cori, et l'autre, en collaboration avec P. Brunel, sur *Phoronis muelleri* récoltée dans la baie de Gaspé (Canada).

Par l'adjonction de ces quelques références, le lecteur aura, au moment de la parution de ce travail, la mise au point des principales connaissances sur la taxonomie et la systématique des Phoronidiens.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 8, mai-juin 1971,
Zoologie 8 : 473-568.

Achevé d'imprimer le 30 juin 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 61, rue de Buffon, 75-Paris, 5e (adresse provisoire). Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75-Paris, 5e.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.